





BULLETIN DE LA  
SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE  
DE BELGIQUE



*Prière d'adresser les envois de livres, bulletins, etc., pour la  
Société Royale de Botanique de Belgique à l'adresse ci-après :*

**Société Royale de Botanique de Belgique**

Au Jardin Botanique de l'État

**236, rue Royale**

**BRUXELLES 3**

(Belgique)

# Bulletin

de la

## Société Royale de Botanique de Belgique

ASSOCIATION SANS BUT LUCRATIF

fondée le 1<sup>er</sup> Juin 1862.

*Sous le Haut Patronage de Sa Majesté le Roi.*

---

TOME LXXXV

FASCICULE I.

Novembre 1952

---

*Publié avec l'aide de la Fondation Universitaire,  
du Ministère de l'Instruction Publique,  
et du Ministère des Colonies.*

---

IMPRIMERIE  
J. DUCULOT  
GEMBLoux

*Conseil d'Administration*  
*de la*  
*Société Royale de Botanique de Belgique*  
*pour l'année 1952.*

---

*Président:* R. P. P. HENRARD (1951-1952), puis F. STOCKMANS.

*Vice-Présidents:* F. STOCKMANS (1951-1952), puis C. VANDEN BERGHEN; P. VAN OYE (1951-1952); R. BOUILLENNE (1951-1952);

*Trésorier:* E. VAN AERDSCHOT (1950-1955);

*Bibliothécaire:* R. TOURNAY (1950-1955);

*Membres:* R. BOUTIQUE (1952-1954);

E. CASTAGNE (1951-1953);

J. DUVIGNEAUD (1951-1953);

P. DUVIGNEAUD (1951-1953);

M. HOMÈS (1950-1952);

P. MARTENS (1950-1952);

R. STEYAERT (1952-1954);

J. — J. SYMOENS (1950-1952);

C. VANDEN BERGHEN (1952-1954), puis F. DEMARET.

*Secrétaire:* A. LAWALRÉE (1949-1954).

---

# A PROPOS DES ESPÈCES NOUVELLES RÉCOLTÉES PAR LA DUCHESSE HÉLÈNE D'AOSTE EN AFRIQUE TROPICALE

par B. G. SCHUBERT et G. TROUPIN.

La duchesse Hélène d'Aoste a accompli durant les années 1908 à 1911 plusieurs voyages en Afrique tropicale au cours desquels de nombreux spécimens botaniques ont été récoltés. Une relation de ces voyages a été publiée par la duchesse d'Aoste en italien et en français (1). Le matériel botanique a été étudié par BUSCALIONI et MUSCHLER lesquels y ont reconnu plusieurs espèces nouvelles (2), les holotypes ayant été déposés à Berlin-Dahlem. Il n'entre pas dans nos intentions de porter un jugement sur la valeur de ces taxa nouveaux. Signalons toutefois pour information que les botanistes de Berlin-Dahlem ont publié (3) une note au sujet des travaux taxonomiques de MUSCHLER.

Dans les herbiers du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles, nous avons trouvé une série de dessins imprimés illustrant la plupart des espèces nouvelles reconnues par BUSCALIONI et MUSCHLER. Des holotypes déposés alors à Berlin, seuls quelques-uns existent encore à l'heure actuelle. Par conséquent, il nous paraît important de faire connaître la présence à Bruxelles de cette série de dessins en prévision de l'importance qu'ils acquerront au point de vue nomenclatural. Cette mention est d'autant plus intéressante que la publication de ces dessins n'a été relevée ni dans l'*Index Londinensis*, ni dans l'*Index Kewensis*. De plus, leur existence ne semble pas être signalée dans la plupart des herbiers européens. En novembre 1913 fut pourtant publié à Naples un ouvrage de Maurizio PISCICELLI : *Nella Regione dei Laghi Equatoriali*, pp. 1-x + 486, avec nombreuses illustrations et une carte. Pour chaque espèce nouvelle reconnue par BUSCALIONI et MUSCHLER sont données une description italienne avec localisation du ou des spécimens, diverses observations et une figure identique à celle de la série se trouvant à Bruxelles, à l'exception

(1) ELENA DE FRANCIA, DUCHESSA D'AOSTA. *Viaggi in Africa* (1913) traduction française (1913), Nilsson, Paris.

(2) BUSCALIONI, L. et MUSCHLER, R., *Engl. Bot. Jahrb.*, **49**, pp. 457-515 (1913).

(3) BOTANISTES DE BERLIN-DAHLEM, *Engl. Bot. Jahrb.*, **53**, pp. 366-375 (1915).



toutefois de l'absence de numérotation et des initiales G. B. figurant sur chacun des dessins. Nous ne connaissons pas encore le nom de l'artiste caché sous ces initiales.

En même temps que la photo d'un de ces dessins, nous donnons ci-après 3 listes : la première consiste en l'énumération des espèces dont un dessin se trouve à Bruxelles, ce dessin étant mentionné avec sa numérotation ; une seconde liste donne les noms des différentes espèces dont les dessins n'ont pas été retrouvés à Bruxelles mais qui néanmoins doivent être publiés dans le travail de PISCICELLI ; enfin la troisième liste énumère les espèces dont l'holotype existe encore à Berlin-Dahlem.

Nous signalons que l'ouvrage de PISCICELLI ne se trouve ni à Kew, ni au British Museum, ni à Bruxelles mais bien à Florence (Université de Florence, Institut de Botanique).

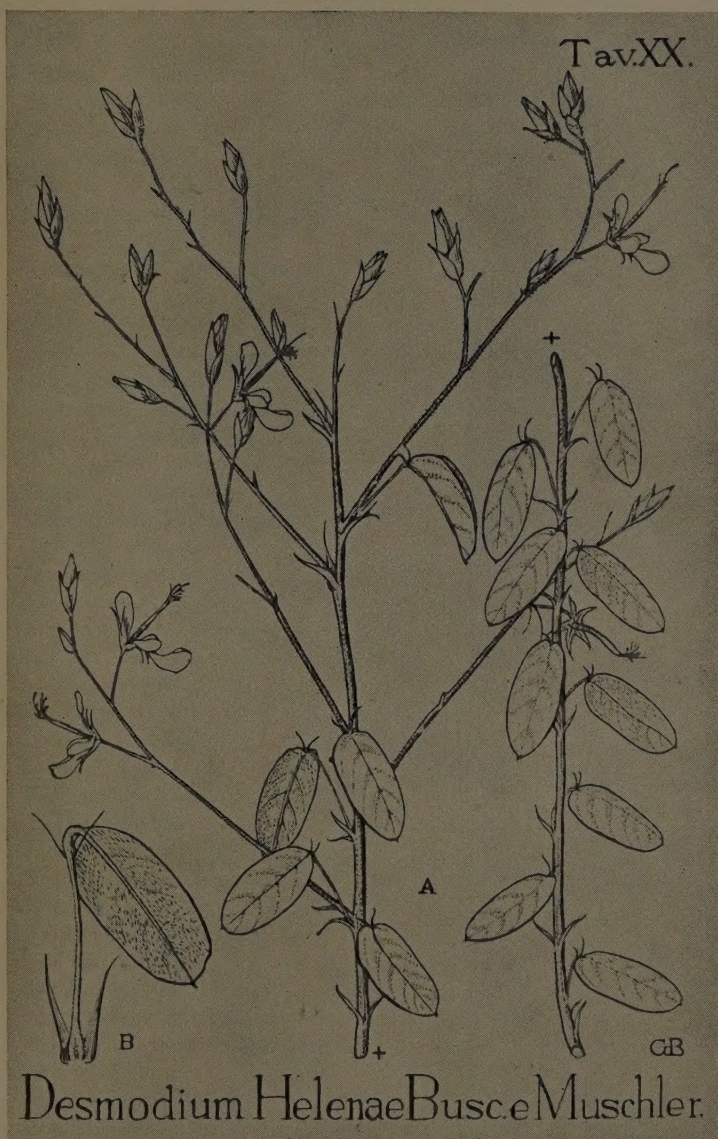
Nous tenons à exprimer toute notre reconnaissance à M. C. E. HUBBARD du Royal Botanic Gardens à Kew et à M. J. MILDBRAED du Botanischer Garten und Museum à Berlin Dahlem pour l'aide efficace qu'ils nous ont donnée. Nous remercions tout particulièrement M. R. PICI-SERMOLLI de l'Istituto Botanico à Florence pour tous les renseignements précieux qu'il nous a aimablement communiqués et sans lesquels il nous aurait été impossible d'effectuer ce travail.

#### Liste I. Espèces dont un dessin se trouve à Bruxelles.

<i>Espèces</i>	<i>Planches n°</i>
<i>Tristachya Helenae</i>	I-A
<i>Tristachya Pilgeriana</i>	I-B
<i>Cyperus Ducis</i>	III-A
<i>Heleocharis Helenae</i>	V
<i>Fimbristylis Engleriana</i>	III-B
<i>Barbacenia Helenae</i>	VII
<i>Eulophia Piscicelliana*</i>	X
<i>Disa Helenae*</i>	IX
<i>Dorstenia Piscicelliana</i>	XI
<i>Pouzolsia Piscicelliana</i>	XII
<i>Ritchiea Engleriana</i>	XVI
<i>Cleome Margaritae</i>	XIV
<i>Cleome pulcherrima</i>	XV
<i>Crotalaria Helenae</i>	XVII
<i>Crotalaria africana</i>	XVIII
<i>Desmodium Helenae</i>	XX
<i>Eriosema pseudocajanoides</i>	XXI
<i>Vigna Harmsiana</i>	XXII
<i>Adenodolichos Helenae</i>	XXIII
<i>Biophytum Helenae</i>	XXIV



Tav. XX.



*Desmodium Helenae* Busc. e Muschler.

Reproduction d'un des dessins déposés dans les herbiers du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles. Ce dessin est publié dans le travail de M. PISCICELLI : *Nella Regione dei Laghi Equatoriali*, p. 253 (1913). — Photo Jardin Botanique de l'État.



<i>Espèces</i>	<i>Planches n°</i>
<i>Polygala Engleriana</i>	XXV
<i>Acalypha Helenae</i>	XXVI
<i>Cissus Helenae</i>	XXVII
<i>Dissotis Helenae</i>	XXIX
<i>Dissotis De Gasparisiana</i>	XXX
<i>Dissotis Simonis Jamesii</i>	XXXI
<i>Dissotis Emanueli</i>	XXXII
<i>Lasiocarys De Gasparisiana</i>	XXXIV
<i>Plectranthus Emanueli</i>	XXXVI
<i>Plectranthus Margeritae</i>	XXXV
<i>Pycnostachys pseudospeciosa</i>	XXXVII
<i>Coleus Helenae</i>	XXXVIII
<i>Coleus De Gasparisianus</i>	XXXIX
<i>Ocimum superbum**</i>	XL
<i>Geniosporum Helenae</i>	XLI
<i>Orthosiphon Helenae</i>	XLII
<i>Orthosiphon De Gasparisianum</i>	XLIII
<i>Sabaudia Helenae</i>	XLIV
<i>Harveya Helenae</i>	XLV
<i>Thunbergia Castellaneana***</i>	XLVI
<i>Lepidagathis Lindaviana</i>	XLVII
<i>Barleria horrida</i>	XLVIII
<i>Barleria Casatiana</i>	XLIX
<i>Melothria pulchra</i>	L
<i>Coccinia Helenae</i>	LII
<i>Coccinia Aostae</i>	LIII
<i>Vernonia Helenae</i>	LIV
<i>Aostea Helenae</i>	LVII
<i>Aostea pulchra</i>	LVIII
<i>Hoehnelea macrocephala</i>	LIX-A
<i>Eupatorium Helenae</i>	LX
<i>Sphacophyllum Helenae</i>	LXI
<i>Jaumea Helenae</i>	LXII
<i>Erythrocephalum Aostae</i>	LIX-B
<i>Erythrocephalum Helenae</i>	LXIII
<i>Erythrocephalum Castellaneum</i>	LXIV
<i>Senicio Helenae</i>	LXV
<i>Senecio Piscicellianus</i>	LXVI
<i>Psiadia pseudonigrescens</i>	LXVII
<i>Pulicaria marsahitensis</i>	LXVIII
<i>Herderia nyiroensis</i>	s. n.
<i>Dicoma bangeolensis</i>	s. n.



*Remarques.* — 1. Les deux espèces munies d'un astérisque (\*) ont été décrites par BUSCALIONI et SCHLECHTER.

2. Le dessin représentant *Ocimum superbum* (\*\*) est erronément numéroté LX, de même que celui représentant *Thunbergia Castellaneana* (\*\*\*) est erronément numéroté LXVI.

Liste II. **Espèces dont le dessin n'a pas été retrouvé à Bruxelles.**

Eragrostis Castellaneana  
Antholyza De Gasparisiana  
Euadenia Helenae  
Argyrolobium Helenae  
Ochna Piscicelliana  
Corallocarpus tenuissimus  
Vernonia mossambicensis  
Vernonia Aosteana

Liste III. **Espèces dont l'holotype existe encore à Berlin-Dahlem.**

Tristachya Helenae  
Eragrostis Castellaneana  
Heleocharis Helenae  
Dorstenia Piscicelliana  
Ritchiea Engleriana  
Cleome pulcherrima  
Euadenia Helenae

Bruxelles, Jardin Botanique de l'État  
Janvier 1952.

# APERÇU SUR LES SECTIONS AFRICAINES DU GENRE *STRYCHNOS* (LOGANIACEAE)

par P. DUVIGNEAUD.

(Résultats botaniques de la Mission organisée en 1948 par le Centre colonial de Documentation et de Coordination des Recherches chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. Communication n° 21) (1)

## I. INTRODUCTION

1. Un des buts de la mission que nous avons effectuée au Congo belge durant l'année 1948 était la récolte d'espèces du genre *Strychnos* dont on désirait faire l'étude chimique.

La détermination du matériel récolté nous a amené à entreprendre une révision monographique du genre *Strychnos* en Afrique tropicale ; cette révision est difficile parce qu'un très grand nombre d'espèces africaines ont été décrites par GILG et ses collaborateurs, et que les types en sont souvent perdus ; néanmoins, l'examen de l'entière du matériel de *Strychnos*, déterminé et indéterminé, conservé dans les herbiers de Kew Gardens, du British Museum, du Muséum d'Histoire naturelle de Paris et du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles (2), et celui du matériel par nous récolté, nous ont permis d'avoir une idée d'ensemble sur les espèces africaines du genre *Strychnos*, bien que la difficulté d'établir une synonymie avec les types disparus ne permette pas toujours de leur attribuer le nom exact exigé par les règles de la nomenclature taxonomique. Une monographie approfondie des *Strychnos* africains ne peut se concevoir que dans le cadre d'une monographie générale du genre, qui est à peu près également distribué en Amérique tropicale, en Afrique tropicale (y compris Madagascar) et en Asie tropicale (y compris les îles du Pacifique) ; néanmoins nous pouvons dès aujourd'hui donner un aperçu des principaux groupes systématiques qui composent le genre en Afrique, puisque nous croyons en connaître la totalité des espèces (sans en connaître toujours le nom !) et puisque

(1) Étude effectuée avec l'aide d'un subside de l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique centrale (I.R.S.A.C.) qui a permis à son auteur de séjourner pendant plusieurs semaines au British Museum et à Kew.

(2) Nous remercions les directeurs de ces Institutions de leur hospitalité.

d'autre part, la révision systématique du genre ayant été faite, pour l'Asie tropicale par HILL, et pour l'Amérique tropicale, par KRUKHOFF et MONACHINO, nous pouvons d'une manière approchée, mettre la flore d'Afrique en rapport avec celle des autres continents.

2. Les informations que nous avons rassemblées jusqu'ici, encore qu'incomplètes et nécessitant de nombreux suppléments, nous permettent tout au moins une vue d'ensemble sur les espèces et les principaux groupes systématiques qu'elles forment, et une des raisons pour lesquelles nous publions aujourd'hui cette vue d'ensemble est que l'étude chimique de notre matériel étant presque terminée, il sera intéressant de mettre en rapport dans un avenir tout proche les données de la phytochimie et de la systématique.

3. Il nous est donc possible d'assortir les diverses espèces africaines du genre *Strychnos* en un certain nombre de groupes taxonomiques, auxquels nous attribuons provisoirement la valeur de sections ou de séries, mais dont le rang taxonomique exact et peut-être aussi dans certains cas la nomenclature exacte, ne pourront être fixés définitivement que par un examen simultané de toutes les espèces du genre.

## II. CARACTÈRES UTILISÉS DANS LA SYSTÉMATIQUE DU GENRE *Strychnos*.

L'énorme distribution du genre *Strychnos* montre déjà qu'il s'agit d'un genre fort ancien et ayant eu de ce fait le temps de se différencier considérablement. De plus la pression d'évolution semble avoir été très forte dans le genre *Strychnos* ; ainsi, se sont constitués un grand nombre de groupes des plus distincts, et offrant à l'observateur une série de caractères différentiels dont l'abondance semble tout à fait, exceptionnelle ; contrairement à de très nombreux genres africains dont les espèces ne se distinguent que par des caractères végétatifs, le genre *Strychnos* fait preuve d'une diversité encore plus grande dans les fleurs et les fruits que dans les organes végétatifs, racines, tiges et feuilles. Les caractères de tous les organes floraux sont utilisables : position, développement et différenciation des inflorescences ; forme et consistance du calice (bractéioïde ou sépaloïde) ; degré de soudure des pétales (depuis la corolle rotacée jusqu'à la corolle hypocratériforme à très long tube) et consistance et localisation de leur indument surtout interne ; lieu d'insertion des étamines sur le tube de la corolle (depuis la base du tube jusqu'à l'échancrure des lobes), et plus ou moins grand développement de la partie libre du filet (étamines insérées ou exsertes) ; forme et pilosité des anthères et des filets ; longueur du style, qui est réglée de manière à ce que le stigmate soit toujours à peu près au même niveau que les anthères. L'aspect du fruit varie de celui d'une petite cerise à celui d'une pamplemousse ; la couleur et la consistance de l'exocarpe, l'abondance et la saveur de la pulpe, le nombre et la forme des graines sont autant de caractères distinctifs utilisables. Les espèces lianeuses sont munies de cirrhes, vrilles circinées se lignifiant au contact du support ; ces cirrhes sont simples, gémi-



nés ou bigéminés. On note dans certains groupes la présence d'épines nodales, dans d'autres, celle d'aiguillons.

Les jeunes tiges de certaines espèces sont typiquement quadratiques. Les caractères des feuilles suffisent souvent à distinguer les espèces ; on utilise la longueur du pétiole, la forme du limbe, et surtout le mode de nervation qui présente un grand nombre de types distincts.

L'indument des tiges, feuilles et inflorescences est également généralement très typique des espèces.

Le port de la plante a également une valeur caractéristique importante ; il est généralement lié à une formation végétale particulière :

lianes des forêts ombrophytes ou forêts galeries,  
lianes des bush xérophytiques,  
arbustes ou petits arbres souvent tortueux (à feuilles caduques) des savanes  
et forêts claires,  
arbres ou arbustes (à feuilles persistantes) des forêts de montagnes,  
suffrutex rhizomateux des steppes sablonneux.

Un nombre important de caractères distinctifs peuvent aussi être trouvés dans l'étude anatomique des racines, tiges, feuilles et fruits ; c'est tout au moins ce qui résulte d'un certain nombre de coups de sonde que nous avons pu jeter dans un matériel qui n'est pas encore suffisant, surtout en ce qui concerne les fruits, pour qu'on puisse en tirer des conclusions générales ; par exemple, les feuilles de certaines espèces possèdent des sclérites de types particuliers. L'anatomie des tiges de nombreuses espèces, surtout extra-africaines, est déjà bien connue ; c'est ainsi que SOLE-REDER et BEILLE ont pu utiliser la présence et la position d'un anneau scléreux libérien ou cortical pour distinguer les espèces les plus importantes au point de vue pharmacodynamique de *Strychnos* d'Asie et d'Amérique.

Des observations effectuées par J. STAQUET (12) sur un certain nombre d'espèces d'Afrique montrent bien tout le parti que l'on peut tirer des caractères anatomiques de la tige, et spécialement de la présence ou de l'absence d'îlots de liber interxyleme.

### III. LES SYSTÈMES.

Dans une pareille masse de caractères distinctifs, il n'est pas difficile d'en choisir l'un ou l'autre particulièrement suggestif, et d'utiliser ses variations à l'élaboration d'un système de sous-unités du genre *Strychnos*. Le premier de ces systèmes élaboré par PROGEL pour la flore brésilienne, et étendu ensuite par SOLE-REDER (19) à tous les *Strychnos* connus dans le monde en 1895, est basé sur la longueur du tube de la corolle et la position des inflorescences :

1. *Longiflorae* : Tube de la corolle allongé ; inflorescences terminales ou latérales.
2. *Intermediae* : Tube de la corolle moins allongé ou court ; inflorescences latérales.
3. *Breviflorae* : Corolle rotacée ; inflorescences terminales.

Le critère « longueur du tube de la corolle » manque de précision ; d'autre part, est-il d'une importance capitale ? Posé comme il l'est dans la clé de SOLEREDER, il a une valeur plus quantitative que qualitative ; or les subdivisions d'un genre doivent être dans la mesure du possible basées sur des différences qualitatives ; de plus, le fait de ne faire appel qu'à un ou deux caractères lorsqu'on en a un grand nombre à sa disposition risque de mener à l'élaboration d'un système artificiel, ce qui est le cas du système de SOLEREDER : chacune de ses sections rassemble en effet les espèces les plus disparates. Pour ne citer qu'un seul exemple parmi des dizaines qu'on pourrait choisir dans la flore africaine, remarquons seulement que des espèces à tube corollin nettement long comme *Strychnos innocua* sont placées par SOLEREDER dans la section « Intermediae », alors que les espèces à tube plus court du groupe *S. spinosa* sont placées dans la section « Longiflorae » ; des espèces à organisation florale quasi superposable et longueur de tube similaire comme *S. spinosa* et *S. aculeata* se retrouvent respectivement dans les sections Longiflorae et Intermediae.

La consistance artificielle du système de SOLEREDER a été bien comprise par HILL (16), qui, faisant la revision des *Strychnos* asiatiques, n'a pas cru devoir tenir compte de ce système. Le maintien, même partiel, de la nomenclature de SOLEREDER, risquait de conduire à des absurdités. HILL a surtout utilisé la pilosité interne de la corolle. Il divise le genre en 4 sections :

1. *Brevitubae* : Tube de la corolle très court, indument variable de poils dispersés ou nul.
2. *Lanigerae* : Tube et lobes de la corolle à peu près de même longueur ; des poils laineux à la base des lobes ou au sommet du tube.
3. *Penicillatae* : Une ligne de poils raides, dressés, à la gorge de la corolle. Tube et lobes de dimensions variables.
4. *Tubiflorae* : Tube de la corolle beaucoup plus long que les lobes, indument variable de poils dispersés.

Pour l'Afrique, nous avons essayé de trouver un système naturel phylogénétique, avec des groupes basés non sur un caractère choisi plus ou moins arbitrairement, mais sur l'ensemble des caractères. Dès lors, nous devons laisser tomber presque entièrement les systèmes précédents, les groupes de HILL étant encore bien hétérogènes par rapport aux nôtres.

Le système que nous proposons ci-dessous est donc nomenclaturalement provisoire ; il l'est aussi quant au fond : si certains groupes sont remarquablement bien limités, d'autres le sont moins bien, en partie parce qu'on n'en possède pas encore un matériel suffisant, spécialement en ce qui concerne les fruits. Enfin, nous rappelons ce qui a été dit au § 1 : un système définitif ne pourra être élaboré qu'après une révision générale et simultanée des espèces américaines, africaines et asiatiques du genre.

#### IV. CRITÈRES POUR UN SYSTÈME NATUREL PHYLOGÉNÉTIQUE DU GENRE *Strychnos*.

##### 1. Soudure des lobes de la corolle.

Des lobes dressés, seulement un peu soudés à la base, peuvent être considérés comme correspondant à un niveau d'organisation moins élevé que des lobes soudés en un tube plus ou moins long, dont l'aboutissement est la corolle hypocratériforme de 2 cm de long de l'espèce américaine *S. toxifera* BENTH.

Des lobes soudés seulement à la base, constituent souvent une corolle plus ou moins rotacée, dont le caractère évolué est indiqué par l'insertion des étamines non sur le tube, mais dans l'échancrure des lobes.

##### 2. Insertion des étamines et soudure de celles-ci au tube de la corolle. (fig. 1).

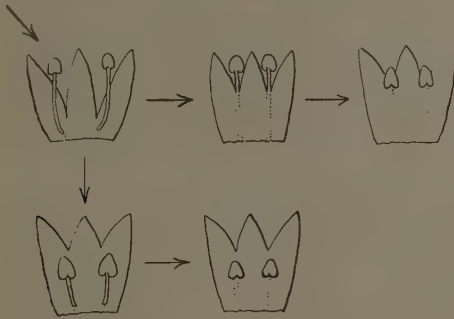


FIG. 1. — Schéma de l'évolution supposée de l'insertion des étamines sur le tube de la corolle des *Strychnos* africains.

Les fleurs les plus primitives de notre système sont celles qui ont leurs étamines exsertes et d'autre part soudées à la corolle seulement par la base de leur filet et près de la base du tube. Le caractère primitif de cette disposition est attesté par le fait qu'on la retrouve encore aujourd'hui chez des espèces tant américaines, qu'africaines ou qu'asiatiques.

De là on passe à des étamines plus courtes, insérées.

Par soudure des filets avec le tube de la corolle sur toute la longueur du tube, on obtient, dans le cas d'étamines exsertes, des étamines insérées dans l'échancrure des lobes ; ces étamines ont encore un filet libre plus ou moins long, ou par réduction de celui-ci deviennent sessiles ou subsessiles dans l'échancrure des lobes.

Dans le cas de la soudure des filets d'étamines insérées avec le tube de la corolle, on obtient des étamines sessiles insérées sur le tube sous l'échancrure des lobes.



### 3. Ovaire et style.

Chez les *Strychnos*, la formule du gynécée est typiquement :  $\underline{G} (2)_{\infty}^2$ .

Chez quelques espèces africaines cependant, qui correspondent aux arbustes épineux des savanes à gros fruits orangés (« oranges des Caffres »), l'ovaire est devenu uniloculaire, par avortement de la cloison, ce qui a autorisé HARVEY à les séparer en un genre distinct, le genre *Brehmia*. Dans une révision que nous avons faite récemment de ce groupe d'espèces épineuses (*S. spinosa* LAM., *S. Lokua* RICH., *S. emarginata* BAK., *S. Volkensii* GILG, et *S. cocculoides* BAK.), nous avons montré que cette distinction ne peut être maintenue, une des espèces en question (*S. cocculoides*), et des plus typiques, ayant conservé un ovaire biloculaire.

La longueur du style est des plus importantes dans la classification des *Strychnos*. Il y a des espèces à style court (plus court ou à peine égal à l'ovaire) ; il y a des espèces à style long (beaucoup plus long que l'ovaire). Il est difficile de donner un sens évolutif à ce caractère ; on constate que le plus souvent, la longueur du style est réglée de manière à amener le stigmate sur le même plan que celui des anthères ; la longueur du style est une sorte d'index de l'organisation générale de la fleur.

### 4. Forme des lobes du calice.

Nous avons considéré comme primitifs les sépales foliacés verts, longuement lancéolés ou triangulaires et comme plus évolués les sépales écaillés brunâtres ou noirâtres, courts, plus ou moins tronqués ou arrondis.

### 5. Fruits.

L'ovaire à nombreux ovules donne normalement un gros fruit polysperme (« orange des Caffres »), de la taille d'une orange ou même d'une pamplemousse ; ce fruit possède un exocarpe dur, lignifié, qui doit être brisé par contusion (animaux, hommes) pour libérer les graines entourées d'un polyèdre de pulpe souvent acidulée et savoureuse. Parfois, un grand nombre d'ovules avortent, et le fruit est plus petit, oligosperme.

Dans les cas plus évolués, il ne se développe qu'un seul ovule par loge, et même alors, le plus souvent, une des loges avorte. On obtient ainsi un fruit petit, monosperme ou bisperme, les deux graines étant alors apprimées l'une contre l'autre par leur face dorsale aplatie.

### 6. Inflorescences.

Les inflorescences (panicules trichotomiques de cymules) sont terminales à l'extrémité des rameaux principaux ou de rameaux latéraux courts feuillés (type primitif), ou le plus souvent axillaires (type évolué).

### 7. *Cirrhes.*

Les cirrhes sont des rameaux axillaires transformés. La ramification des rameaux est opposée décussée. Par conséquent, nous considérons la succession évolutive suivante en ce qui concerne les cirrhes :

polygémminés → gémminés → simples (fig. 2).

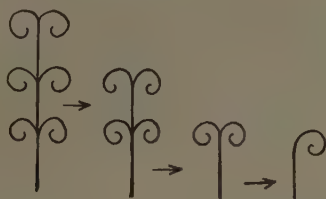


FIG. 2. — Évolution des cirrhes.

### 8. *Nervation foliaire.*

Nous avons déjà dit qu'elle est souvent si typique que l'on peut, rien qu'en la considérant, déterminer bon nombre d'espèces à l'état stérile. Mais la systématisation des types de nervation n'est pas chose aisée et nous l'avons laissée de côté provisoirement.

### 9. *Pilosité.*

De nombreux critères de pilosité ont une grande valeur systématique. Par exemple la pilosité des anthères ou celle du style. Le plus important est sans doute le revêtement pileux de l'intérieur de la corolle. HILL a spécialement mis en valeur et utilisé ce critère dans son système des espèces asiatiques. Souvent, les poils sont disséminés, avec une densité variable, *sur toute la surface interne*, soit du tube, soit des lobes, soit du tube et des lobes. Mais un perfectionnement s'obtient par la localisation des poils en un anneau raide inséré uniquement à la gorge de la corolle. Un cas très exceptionnel est fourni par les espèces du groupe *Malchairi* : les poils sont concentrés en cinq touffes raides, pendant des cinq sommets des lobes de la corolle.

La constitution anatomique de ces poils a aussi une très grande importance et devrait être minutieusement examinée ; ces poils sont généralement simples ; parfois réduits à des papilles, ils s'allongent en devenant soit droits, soit moniliformes ; ils sont munis d'épaississement qui sont verruqueux, ou linéaires.

### 10. *Caractères anatomiques.*

Ils sont de la plus haute importance, mais ne peuvent encore être systématiquement étudiés chez toutes les espèces, faute de matériel adéquat.

Dans les tiges, la présence ou l'absence de liber interxyloïde nous paraît capitale ; l'importance de la position de l'anneau scléreux soit dans le liber soit dans le parenchyme cortical n'a pas échappé aux divers systématiciens du genre *Strychnos* (SOLEREDER, BEILLE) ; la présence ou l'absence d'îlots développés de parenchyme ligneux dans le bois nous paraît également digne d'intérêt.

Nous publions ailleurs, en collaboration avec J. STAQUET et J. DEWIT (12), les premières données que nous avons pu obtenir sur les apports de l'anatomie des tiges à la systématique générale des *Strychnos* africains.

Dans les feuilles, on notera la présence ou l'absence des sclérites. Ceux-ci se trouvent généralement mêlés aux cellules palissadiques et sont des plus ramifiés.

L'anatomie des diverses parties du fruit et de la graine nous paraît également des plus intéressantes, mais c'est ici que le manque de matériel est le plus grand.

#### V. LES SECTIONS AFRICAINES DU GENRE *STRYCHNOS*.

En combinant les caractères et les tendances évolutives énumérés ci-dessus, nous avons pu rassembler les *Strychnos* africains en un certain nombre de groupes systématiques, dont le rang et le sens exact ne pourront être fixés de manière définitive qu'après une étude du genre à l'échelle mondiale. Nous avons fait de ces groupes des sections ou des séries. Comme toujours, ces taxa présentent des mélanges de caractères primitifs et de caractères évolués. Notre séquence part des groupes qui présentent une grande accumulation de caractères primitifs ; elle s'achève par des groupes qui totalisent un grand nombre de caractères évolués. L'ensemble des groupes, leurs principaux caractères et leurs affinités, sont schématisés fig.3.

#### I

Nous prendrons comme point de départ des groupes à inflorescences terminales, à étamines insérées près de la base de la corolle, à calice sépalloïde, à fruits polyspermes, à cirrhes géminés. Un seul groupe à des étamines exsertes à longs filets insérées à la base d'une corolle à pétales libres jusque près de la base : les Phaeotrichae. Le groupe suivant est caractérisé toujours par l'insertion des étamines près de la base de la corolle, mais celle-ci est soudée en tube assez long dans lequel les étamines sont insérées ; ce caractère assez primitif des étamines est accompagné d'un caractère évolué : les poils de l'intérieur de la corolle sont concentrés en un anneau raide inséré à la gorge. Ce groupe se compose d'abord de sections à fruits polyspermes et cirrhes géminés : Spinosaes, Aculeatae : de là on passe à des groupes à fruits uni- ou bispermes et cirrhes simples : Penicillatae. D'autre part, nous plaçons encore ici les *Strychnos* à gros fruits et cirrhes géminés caractérisés par les fleurs plus évoluées, à tube de la corolle allongé et étamines insérées dans l'échancrure des lobes : Densiflorae.



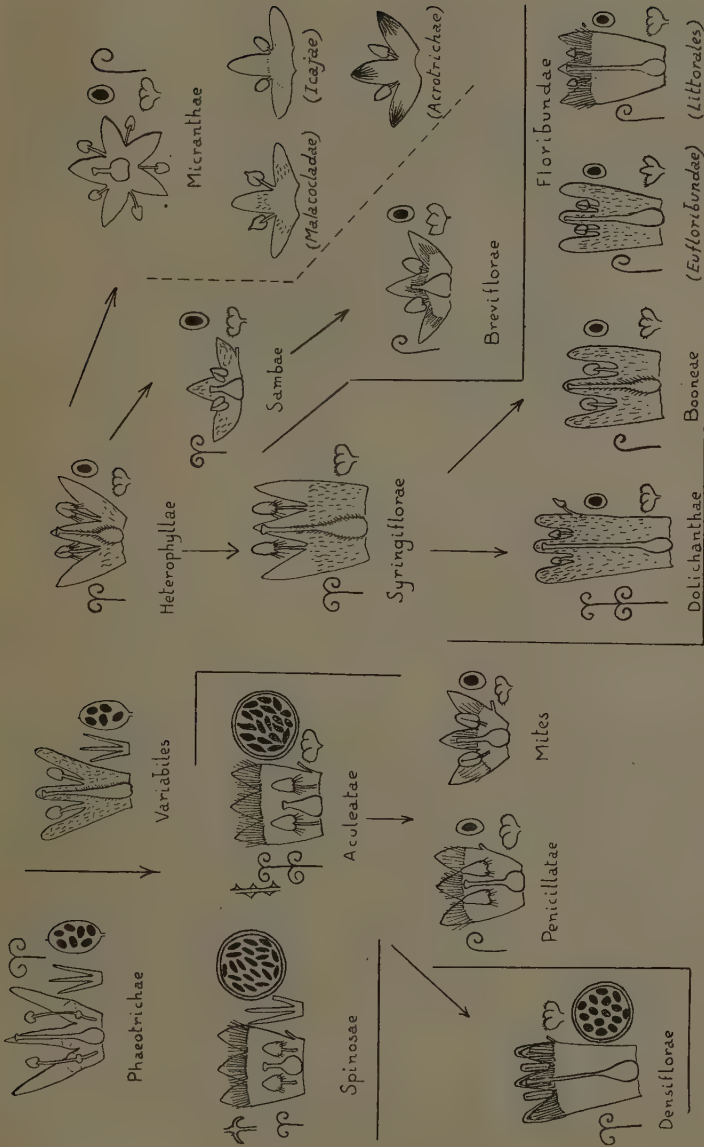


FIG. 3. — Représentation schématique des principales sections africaines du genre *Strychnos*. Fleurs schématisées par 3 pétales, 2 étamines, le pistil ; calice représenté par 3 sépales ; fruit et graines (en noir) ; cirrhes ; éventuellement épines et aiguillons.

1. **Phaeotrichae** sect. nova. (fig. 4).

*Plantae* pilis strigosis longis fuscis hirtae ; *inflorescentiae* terminales ; *lobi calycinii* sepalei longi lanceolati viridescens ; *corolla* 5-mera, demum rotacea, fere usque ad basin in lobis divisa longis intus in quarto inferiore callo magno munitis ; *stamina* ad basin tubi brevissimi adfixa, exserta, filamentis longibus in quarto inferiore callo piloso munitis ; *fructi* mediocri globulosi apiculati oligospermi ; *cirrhi* geminati. — Typus sectionis : *Strychnos phaeotricha* GILG.

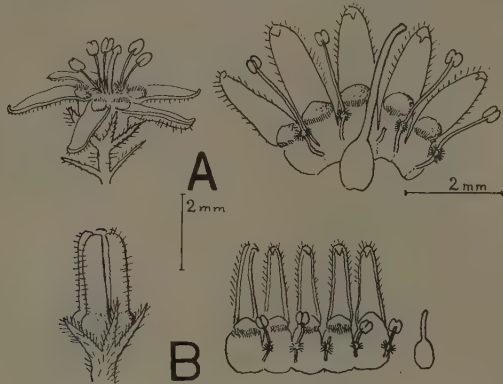


FIG. 4. — Sect. Phaeotrichae. *Strychnos thyrsoflora* GILG (Louis 14414).

A. Fleur épanouie.

B. Bouton.

Les espèces de cette section présentent de nombreux caractères primitifs. Les lobes de la corolle sont libres sur les  $\frac{3}{4}$  de leur longueur ; ceux du calice sont lancéolés, verdâtres ; les étamines, longuement exsertes à long filet, s'insèrent presque à la base du tube ; le fruit contient souvent de 6 à 7 graines aplaties ; les cirrhes sont géminés. Mais à côté de cela, on trouve quelques caractères absolument aberrants, uniques dans le genre *Strychnos* : dans leur partie plus ou moins soudée, les bases des lobes sont considérablement renflées vésiculeuses ; juste au-dessus du renflement, là où commence la partie effilée des lobes qui se rabat vers l'extérieur de manière à conférer à la corolle un aspect rotacé, se développe intérieurement une grosse callosité vilieuse. Vraisemblablement par homologie, cette callosité se retrouve sur le filet des étamines, à peu près au quart inférieur. Une telle particularité vaut peut-être aux « Phaeotrichae » un rang hiérarchique supérieur à la section. L'avenir en décidera.

Les « Phaeotrichae » sont de magnifiques lianes des forêts ombrophytes aisément reconnaissables à la beauté de leurs feuilles à base cordée et au fait qu'elles sont hérissées sur toutes leurs parties (rameaux, feuilles, inflorescences, calice et corolle des fleurs, fruits) de longs poils simples, unicellulaires, raides, lisses et bruns.

Appartiennent à cette section : *S. scaberrima* GILG, *S. phaeotricha* GILG, *S. thyrsiflora* GILG.

2. **Variabiles** sect. nova (fig. 5).

*Plantae* pilis strigosis longis fuscis hirtae ; *inflorescentiae* terminales, *lobi calycini* sepalei longi lanceolati viridescentes ; *corolla* 5-mera, campanuliformis, usque ad mediam partem in lobis divisa ; *stamina* in sinibus lorum adfixa, exserta, filamentis longibus ; *fructi* mediocri globulosi oligospermi ; frutices acirrrosi. Typus sectionis : *Strychnos variabilis* DE WILD.

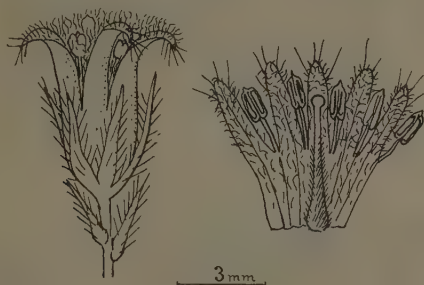


FIG. 5. — Sect. Variabiles. *Strychnos variabilis* DE WILD. (Bequet 7253).

Nous plaçons ici cette section représentée par une seule espèce, *S. variabilis* DE WILD., parce qu'elle a de nombreux caractères communs avec la précédente, tout en étant plus typiquement *Strychnos*. Ici, les pétales sont plus longuement soudés (sur la moitié de leur longueur) en une corolle campanulée entièrement poilue sur la face interne des lobes et du tube (la fleur ressemble à une petite Gentiane) ; les étamines à long filet sont insérées dans les échancrures entre les lobes, l'ovaire poilu s'atténue progressivement en un long style.

*S. variabilis* DE WILD. a une distribution géographique remarquable, que l'on peut qualifier de Nord-Lundienne. C'est un arbuste ou même un arbre caractéristique de la forêt Bateke dans les régions de Brazzaville, Léopoldville et du Bas et Moyen Kwango.

La pulpe dorée de ses petits fruits ellipsoïdes à quelques graines est délicieusement sucrée et très recherchée par les singes qui assurent ainsi la dissémination de l'espèce ; l'écorce brune de la racine longuement pivotante (l'espèce est arénicole) est un violent poison.

3. **Spinosae** sect. nova (fig. 6).

Subgen. *Brehmia* HARVEY pro max. parte.

*Inflorescentiae* terminales ; *lobi calycini* longi lanceolati virides ; *corolla* 5-mera

campanuliformis, in tertio superiore in lobis divisa, intus fauce annulo pilorum strictorum munita; *stamina* ad basin tubi adfixa, inserta, filamentis plus minusve brevibus aut longibus, magis distinctis, antheris generaliter pilosis; *ovarium* globulosum saepissime 1-loculare, stylo breve; *fructi* maximi et polyspermi; frutices spinosi aut plantae scandentes cirrhosae, cirrhis geminatis. Typus sectionis: *Strychnos spinosa* LAM.

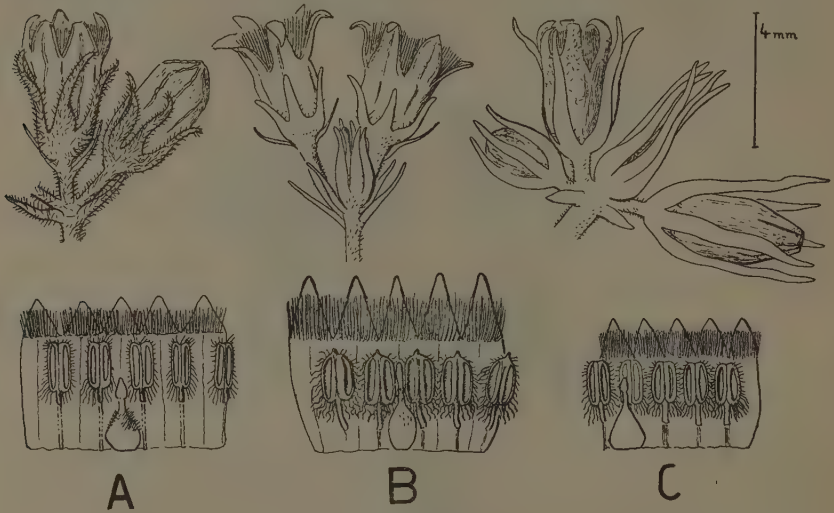


FIG. 6. — Sect. Spinosae.

A. *Strychnos cocculoides* BAK. (Butaye 2261, type de *S. suberosa* DE WILD.).

B. *Strychnos Volkensii* GILG.

C. *Strychnos Lokua* A. RICH. (Degraer 280).

Cette section, dont on n'a longtemps connu que les espèces épineuses de savanes donnant l'orange des Caffres (la pulpe blanche des fruits verts, riche en saponines, est utilisée comme savon ou pour stupéfier le poisson), est probablement plus qu'une section et on serait tenté de suivre HARVEY (voir p. 14) et d'en faire un genre spécial si on n'en connaissait aujourd'hui plusieurs espèces lianeuses des forêts ombrophyles, à cirrhes géminés, qui sont des *Strychnos* typiques; nous avons d'ailleurs montré qu'une des espèces de savanes les plus fréquentes dans les savanes sud-congolaises et dans tout le domaine zambézien, *S. cocculoides* BAKER présente l'ovaire biloculaire typique du genre *Strychnos*.

Quoi qu'il en soit, le groupe est remarquablement bien caractérisé par ses inflorescences terminales de fleurs à calice vert, allongé et corolle blanche à gorge munie d'un anneau de poils raides (type petite Gentiane), par la forme et la nervation foliaires, par les gros fruits polyspermes à exocarpe épais et lignifié, orangés à



maturité et livrant lorsqu'on les brise des graines aplaties entourées d'un polyèdre de pulpe acidulée des plus rafraîchissantes. L'insertion des étamines près de la base de la corolle est un caractère primitif s'ajoutant aux précédents ; mais un caractère d'évolution est fourni par les anthères insérées (d'où ovaire à style court) protégées par un anneau de poils raides fermant la gorge de la corolle.

Les espèces de cette section peuvent se classer en 2 groupes biologiques distincts :

1) Arbustes épineux des savanes, tortueux et rabougris ; épines nodales opposées.

On en avait décrit jusqu'ici une bonne trentaine d'espèces ; dans une révision récente (10), nous avons ramené ce chiffre à 5 : *S. Lokua* A. RICH., sur sols lourds ou humides dans toute la région soudano-zambézienne ; *S. emarginata* BAKER, dans le domaine soudanais ; *S. Volkensii* GILG, bush côtiers de la région de Zanzibar ; *S. cocculoides* BAKER, sols secs dans tout le domaine zambézien ; *S. spinosa* LAM., espèce malgache existant aussi le long de la côte du Mozambique et du Natal. Pour plus de détails, voir la note précitée (10).

2) lianes des forêts ombrophytes à cirrhes géminés ; parfois, en plus, quelques épines nodales.

Un certain nombre d'espèces ont été décrites des forêts guinéo-congolaises ; les voici, sans préjuger de synonymies probables : *S. viridiflora* DE WILD. ; *S. djalonis* A. CHEVAL. ; *S. Lecomtei* A. CHEVAL.

Très probablement aussi *S. congolana* GILG, basé sur un échantillon en mauvais état.

#### 4. *Aculeatae* sect. nova (fig. 7).

*Inflorescentiae* axillares. *Lobi calycini* brevi bracteosi nigrobrunnei ; *corolla* 5-mera campanuliformis in tertio superiore in lobis divisa, intus fauce annulo pilorum strictorum munita ; *stamina* ad basin tubi adfixa, inserta, filamentis plus minusve longis aut brevibus, magis distinctis, antheris pilosis ; *ovarium* glabrum globulosum in stylo brevissimo non bene differentiato progressive transiens ; *fructi* maximi et polyspermi ; rami aculeati, *cirrhis* repetiter geminatis. — Typus sectionis : *Strychnos aculeata* SOLERED.

Lianes des forêts ombrophytes à très grandes feuilles oblongues à face supérieure luisante comme un miroir. L'organisation des fleurs, avec étamines insérées vers la base du tube et anthères poilues insérées protégées par un anneau de poils raides garnissant la gorge de la corolle, est très exactement la même que dans la section précédente, et on retrouve aussi les grands fuits polyspermes et les cirrhes géminés (et même généralement tri-ou bigéminés) qui confèrent aux groupes qui les possèdent un caractère primitif. Mais ici, les inflorescences, quoique encore très développées et longuement pédonculées, sont devenues axillaires ; les sépales courts et arrondis sont du type squameux brunâtre qui caractérise la plupart des *Strychnos* africains. Détail curieux : sur les rameaux jeunes, qui sont généralement plus ou moins qua-

dratiques, se développent des aiguillons robustes, plats et acérés, qu'on ne retrouve nulle part ailleurs dans le genre *Strychnos*.

L'espèce typique de la section, *S. aculeata* SOLERED. est une grande liane très commune dans les forêts guinéennes (Sierra Leone, Côte d'Ivoire, Nigeria, Cameroun, Gabon) ; elle est également fréquente dans les forêts congolaises sous le nom de *S. Morteihani* DE WILD.

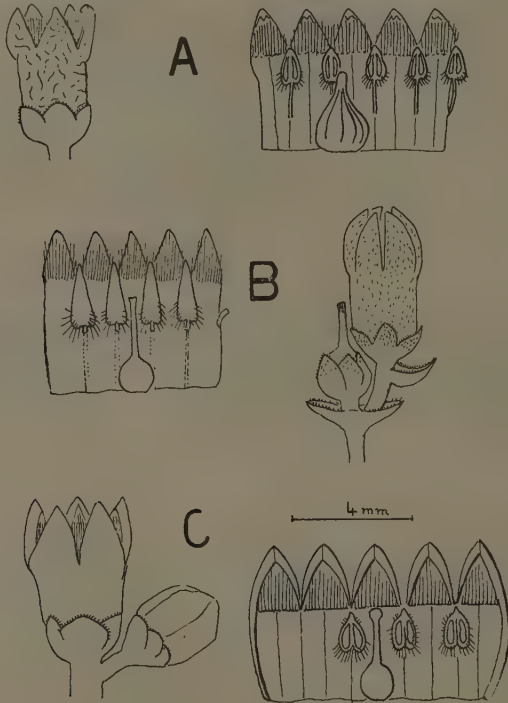


FIG. 7. — Sect. Aculeatae.

A. *Strychnos Morteihani* DE WILD. (Louis 6660).

Sect. Penicillatae

B. Ser. *Tchibangenses*: *Strychnos tchibangensis* PELLEGR. (type).

C. Ser. *Eupenicillatae*: *Strychnos brevicymosa* DE WILD. (Louis 6880).

5. **Penicillatae** HILL, Kew Bull. 1917, p. 123. (fig. 7).

*Inflorescentiae* axillares. *Lobi calycini* brevi bracteosi brunnei vel nigricantes ; *corolla* 5-mera plus minusve campanuliformis, in tertio aut medio superiore in lobis divisa, intus fauce annulo pilorum strictorum munita ; *stamina* sessilia vel

subsessilia ad tubum adfixa et in tubo plus minusve inserta, antheris pilosis ; ovarium glabrum stylo sat longo superatum ; fructi parvi, mono- vel bispermi ; cirrhi simplices. — Typus sectionis : *Strychnos Scortechinii* A. W. HILL (species asiatica)\*.

Cette section, où les fleurs ont la même organisation et la même structure que dans les deux sections précédentes, se distingue par la réduction des fruits, qui deviennent mono- ou bispermes, et par celle des cirrhes qui deviennent simples.

Section très naturelle, très répandue en Asie tropicale où elle est représentée par au moins 25 espèces. Seulement quelques espèces en Afrique, mais celles-ci obligent à considérer 2 séries distinctes.

a. ser. **Tchibangenses** nova.

*Inflorescentiae* terminales. — Typus seriei : *Strychnos tchibangensis* PELLEGR.

Petit groupe primitif par ses inflorescences terminales. Représenté surtout par *S. tchibangensis* PELLEGR., liane des forêts du Mayombe à fleurs extérieurement poilues veloutées, et qui, sous une forme un peu différente non encore étudiée, s'étend dans la forêt congolaise.

b. ser. **Eupenicillatae** nova.

*Inflorescentiae* axillares. — Typus seriei : *Strychnos Scortechinii* A. W. HILL.

C'est donc un groupe très riche en espèces asiatiques. Il est intéressant de noter qu'il est également représenté dans les forêts ombrophytes de l'Afrique tropicale, par des espèces souvent très riches en oxydases qui deviennent en herbier d'un noir d'ébène. La mieux caractérisée est *S. brevicymosa* DE WILD., liane très commune de la forêt ombrophyte congolaise. *S. nigrovillosa* DE WILD. est très apparentée, sinon synonyme ; id. *S. longicaudata* GILG.

6. **Mites** sect. nova.

A sectione « Penicillatae » differt staminibus manifeste exsertis, subsessilibus, filamentis pauca sub sinibus adfixis. — Typus sectionis : *Strychnos mitis* S. MOORE.

Nous séparons de la section Penicillatae une espèce africaine, et peut-être aussi l'une ou l'autre espèce asiatique, où les étamines subsessiles, insérées seulement un peu sous les échancrures séparant les lobes, ont leurs anthères nettement exsertes. Sinon, on retrouve la corolle campanuliforme à gorge hérissée de poils raides, l'ovaire à style glabre assez long, les fruits monospermes de la section précédente.

---

(\*) HILL n'a pas choisi d'espèce type de son importante section. Nous avons ainsi choisi une espèce de la Malaisie, *S. Scortechinii* A. W. HILL dont les détails floraux ont été convenablement figurés par HILL à la page 168 de sa révision des *Strychnos* asiatiques (*Kew Bull.*, 1917).

*Strychnos mitis* est un arbre (parfois un grand arbre) sempervirent qui est une des plus belles caractéristiques des forêts de montagne de l'Uganda, du Kenya et du Tanganika. Nous l'avons récemment découvert sur le plateau des Kundelungu, au Katanga.

#### 7. *Densiflorae* sect. nova.

*Inflorescentiae* axillares. *Lobi calycini* bracteosi ovales vel rotundati brunnei vel nigricantes ; *corolla* 5-4-mera subhypocrateriformis, tubo longo paucè inflato, intus fauce annulo pilorum strictorum munita ; *stamina* exserta, sessilia vel subsessilia in sinibus adfixa, antheris elongatis ; *ovarium* globulosum stylo longo piloso superatum ; *fructi* magni, polyspermi ; si plantae scandentes, *cirrho* geminati. Typus sectionis : *Strychnos densiflora* BAILL.

L'aboutissement des *Strychnos* à gros fruits, cirrhes géminés, corolle à gorge munie d'un anneau de poils raides, se trouve ici. Les pétales sont soudés en un long tube un peu renflé par le milieu et qui se termine par 4-5 lobes courts et concaves, dont les concavités, avant l'ouverture de la fleur, abritent très exactement les étamines dont les anthères sont typiquement allongées. Ces étamines sont devenues subsessiles au sommet du tube, et leurs courts filets s'insèrent exactement dans les échancrures entre les lobes.

C'est ainsi la dernière section d'espèces à gros fruits dont nous parlerons dans cet exposé. C'est aussi la plus riche de la flore strychnologique africaine.

Elle comporte de nombreux arbustes des savanes et de nombreuses lianes des forêts et des bush, qui ont donné lieu à la création de très nombreuses espèces, dont beaucoup d'ailleurs sont synonymes, ou ne sont que des variétés ou formes.

Les espèces ou variétés du groupe *S. densiflora* paraissent bien réagir au climat, et une étude phytogéographique d'ensemble de ces taxa est souhaitable, car elle montrerait certainement d'intéressants phénomènes de ségrégation de populations avec formation de races géographiques. Avant qu'une telle étude ait été faite, il est difficile d'établir les synonymies exactes.

Voici la situation approximative de la section en Afrique.

a. Lianes des forêts ombrophytes, des forêts galeries, et des bush xérophytiques à cirrhes géminés, à rameaux rendus typiquement rugueux par de nombreux lenticelles élevés, à fleurs généralement pentamères, à fruits assez petits (grosueur d'une mandarine) : groupe du *Strychnos densiflora* BAILL.

*Strychnos densiflora* BAILL., *S. hirsutostylosa* DE WILD., *S. Vanderystii* DE WILD., espèces toutes voisines, sinon synonymes, croissant dans les forêts ombrophytes guinéo-congolaises.

*Strychnos suaveolens* GILG, *S. Staudtii* GILG et *S. nigritana* BAKER sont très apparentes aux espèces précédentes, mais à fleurs géantes ; probablement trois synonymes d'une seule espèce.

*Strychnos lucens* BAKER : bush côtiers du Nord de l'Angola.



*Strychnos Milneredheadii* DUVIGN. et STAQUET : galeries au Katanga et en Rhodésie du Nord.

b. Arbustes des savanes ; surtout soudano-zambéziens.

*Strychnos innocua* DELILE : arbuste à gros fruits, des plus répandus dans toute la zone des savanes et forêts soudano-zambéziennes, sans pénétration guinéo-congolaise ; la synonymie, très abondante, et la distribution géographique en ont été étudiées par BULLOCK et BRUCE.

*Strychnos pungens* SOLERED. : petit arbre à fruits énormes, à pulpe sans saveur, à feuilles à pointe épineuse, des savanes et forêts claires zambéziennes, avec forte pénétration guinéo-congolaise.

*Strychnos Engleri* GILG, à feuilles obovales luisantes des bush de la côte Est de l'Afrique tropicale (syn. : *S. Wakefieldii* BAKER) ; très apparenté à

*Strychnos Vacacoua* BAILL. de Madagascar.

*Strychnos Gerrardi* N. E. BROWN, arbuste très xéromorphe du Natal.

## II

**Brevitubae** A. W. HILL, Kew Bull., 1917, p. 123.

Cette section ne semble pas représentée en Afrique, mais il est bon de la citer ici pour mieux comprendre la séquence des sections suivantes.

Ce sont des plantes fort primitives, à cirrhes géminés, à pétales libres presque jusqu'à la base de la corolle ; sur le tube très réduit s'insèrent, nettement en dessous des échancrures, des étamines à longs filets. Il n'y a pas d'anneau de poils raides, mais seulement un tomentum diffus, plus ou moins laineux, quand les poils existent.

Comme caractère d'évolution, on ne peut citer que le calice, du type squameux, et le fruit mono- ou bisperme.

Cette section de HILL est peut-être hétérogène (anthères glabres ou poilues, style glabre ou poilu, etc...), mais de toute façon, présente encore une corolle primitive, et devrait être placée dans un système pluridimensionnel, à côté des Phaeotrichae.

Si nous supposons une soudure plus intime des étamines avec le tube de la corolle, de manière que les étamines apparaissent comme insérées dans l'échancrure entre les lobes, nous obtenons alors un type de fleur auquel correspond la section africaine des Heterophyllae, qui possède toutes les autres caractéristiques, florales ou végétatives, des Brevitubae. On découvre ainsi un nouveau groupe de *Strychnos* africains apparentés à des *Strychnos* asiatiques.

### 8. **Heterophyllae** sect. nova (fig. 8).

*Plantae heterophyllae. Inflorescentiae terminales. Lobi calycini bracteosi brunnei ; corolla 5-mera, usque ad aut ultra medium in lobis divisa, intus diversiter effuse pilosa ; stamina in sinibus adfixa, magis exserta, filamentis longis, antheris sat*

elongatis pilosisque ; ovarium globulosum pilosum, stylo longo piloso superatum : fructi parvi, mono- vel bispermi ; cirrhi geminati. — Typus sectionis : *Strychnos moandensis* DE WILD.

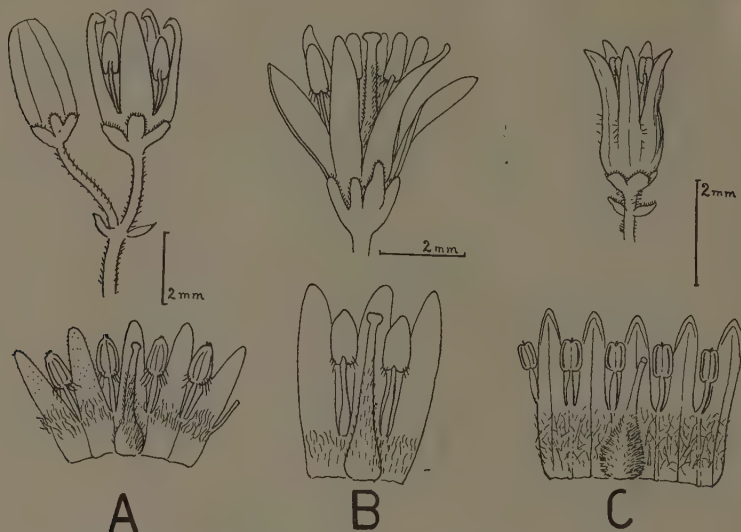


FIG. 8. — Sect. Heterophyllae.

- A. *Strychnos moandensis* DE WILD. (type).
- B. *Strychnos bicirrifera* DUNKLEY (type).
- C. *Strychnos hasengaensis* DE WILD. (type).

Un caractère végétatif fort curieux se retrouve dans toutes les espèces de cette section : les feuilles des pousses longues sont, là où s'insèrent les rameaux latéraux, d'une forme toute différente de la forme des feuilles normales : elles sont généralement plus petites, moins longues mais souvent beaucoup plus larges, généralement cordiformes.

La corolle est plus ou moins campanulée. Le degré de soudure des pétales est variable. La longueur du tube varie entre le  $\frac{1}{3}$  et le  $\frac{1}{2}$  de la longueur totale de la corolle ; les étamines, à anthères poilues, et à filet très allongé, sont insérées à la gorge de la corolle, dans les échancrures entre les lobes. L'ovaire et le long style sont poilus.

Ces plantes portent souvent une grande quantité de cirrhes géminés, dont certains sont souvent mêlés aux inflorescences.

Les « Heterophyllae » sont par excellence des espèces peuplant les formations xérophytiques appelées bush. Ces bush sont des sortes de halliers de quelques mètres de haut, composés d'un fouillis extrêmement dense de lianes xérophytiques

et d'arbustes épineux ; on les trouve surtout en Afrique le long de la côte Ouest, principalement dans l'Angola, et le long de la côte Est à la hauteur de l'équateur et vers le Sud. On a donc là le cas d'une formation végétale séparée en deux fragments par toute l'épaisseur du continent africain ; la végétation des deux fragments a manifestement une même origine, mais certaines espèces dont les aires se sont ainsi disjointes, et qui se sont vues scindées en deux populations très isolées géographiquement l'une de l'autre, ont subi une évolution séparée et distincte. Aussi, les cas de vicariance sont extrêmement nombreux, et on en trouve des exemples remarquables chez les *Strychnos* hétérophylles, lianes à feuilles persistantes de ces bush côtiers.

*Strychnos moandensis* DE WILD., est l'espèce la plus fréquente des bush angolais, qui s'étendent jusqu'à la zone côtière du Congo belge. Son correspondant le plus abondant dans les bush de l'Est et notamment de la côte de Zanzibar est *Strychnos Guerkeana* GILG ; autour de cette dernière espèce gravitent un certain nombre d'autres espèces fort voisines, certaines peut-être synonymes : *S. bicirrifera* DUNKLEY, *S. corymbifera* GILG.

Au Katanga, des formations végétales se rapprochant un peu des bush décrits ci-dessus, mais tenant lieu en même temps de taillis ou de forêts galeries se retrouvent le long de certaines rivières ; c'est ici qu'on trouve *S. kasengaensis* DE WILD.

On trouve également des « Heterophyllae » dans la forêt ombrophyte congolaise ; l'espèce la plus typique est *S. ngounyensis* PELLEGR. des forêts du Mayombe. D'autres espèces encore mal identifiées pénètrent plus à l'intérieur.

Des « Brevitubae » à étamines insérées exactement dans l'échancrure des lobes, comme chez les « Heterophyllae », par exemple, on passe, par un raccourcissement plus prononcé encore du tube, des lobes, et des filets des étamines, à toute une série d'espèces à petites fleurs à corolle rotacée. En Amérique tropicale, ces espèces sont très nombreuses et forment de plus un groupe très homogène, la section Breviflorae, caractérisée entre autres par les inflorescences terminales, les cirrhes simples\*, la fréquence des épines. En Afrique tropicale, les espèces à petites fleurs et corolle rotacée sont également fréquentes, mais forment un ensemble hétéroclite ; parfois les inflorescences sont terminales et les cirrhes géminés (section Sambae), dans d'autres cas, les inflorescences sont axillaires et les cirrhes simples (section Micranthae, très hétérogène).

9. **Breviflorae** PROGEL ex SOLERED. ap. ENGL. et PRANTL. *Naturl. Pflanzenfam.* 4,2, 1895 p. 40 ; KRUKOFF et MONACHINO, *Brittonia*, 4, 1942, p. 305. (fig. 9).

*Plantae frequenter spinosae. Inflorescentiae terminales. Lobi calycini bracteosi ; corolla parvula rotacea, tubo breve calycem non superanto, intus solum ad faucem*

---

(\*) Selon KRUKOFF et MONACHINO, *loc. cit.*, p. 259, les cirrhes des *Strychnos* américains sont toujours simples.

piloso, antheris saepissime pilosis, filamentis brevibus, stylo breve; fructi 1-2-spermi; cirrhi simplices. — Typus sectionis non citatus.



FIG. 9. — Sect. Breviflorae. *Strychnos Afzelii* GILG.

Cette importante section de l'Amérique tropicale est représentée en Afrique par une seule espèce, *Strychnos Afzelii* GILG (syn. : *S. zizyphoides* BAKER, *S. erythrocarpa* A. CHEVAL., *S. Caryophyllus* A. CHEVAL.). Cette espèce se distingue aisément des autres espèces africaines à petites fleurs par ses inflorescences terminales, par sa corolle présentant un anneau de poils raides inséré à la gorge suivant une ligne sinueuse; les anthères à filet net mais court sont poilues; l'ovaire et le style sont glabres.

C'est une liane des plus communes de la région guinéenne dans une bande allant de la Guinée française à la Côte d'Or, en passant par le Sierra Leone, le Liberia, et la Côte d'Ivoire. C'est là évidemment une distribution « face au Brésil » dont on peut tirer argument en faveur de la théorie de WEGENER de la dérive des continents.

10. **Sambae** sect. nova. (fig. 10).

*Inflorescentiae* terminales. *Flores* minutae. *Lobi calycini* bracteosi; *corolla* 5-mera rotacea, tubo breve calycem vix superante, lobis brevibus intus pilosis; *stamina* sessilia in sinibus adfixa, antheribus exsertis glabris aut pilosis; *ovarium* cum stylo breve, glabrum aut pilosum. *Fructi* monospermi. *Cirrhi* geminati. — Typus sectionis: *Strychnos Samba* DUVIGN.

Cette section est caractérisée par l'allure générale des fleurs (très petites à corolle rotacée), par les inflorescences terminales parfois plus ou moins feuillées, par les cirrhes geminés. Les anthères sont sessiles. La pilosité est variable, certaines espèces (*S. Samba*) ayant des fleurs presque entièrement glabres, d'autres au contraire étant très poilues, même sur la face externe du calice et de la corolle (*S. Dinklagei* GILG).

Les espèces sont des lianes des forêts ombrophytes guinéo-congolaises, à rameaux souvent tétragones.

Il est curieux que dans les herbiers congolais, des rameaux de *S. Samba* soient fréquemment associés à des racines rouges, et que les étiquettes des récolteurs portent qu'il s'agit d'une plante à écorce des racines très vénéneuse; nous avons nous-mêmes été pris à ce piège (6) et avons attribué, sur la foi des herbiers, des



racines rouges à *S. Samba* ; c'étaient en réalité des racines de *Strychnos Icaja* BAILL., les deux plantes poussant fréquemment en mélange. Nous avons eu depuis cette époque de nombreuses occasions de déterrer nous-mêmes des racines de *Strychnos Samba* : elles sont brunes et dégagent une très forte odeur de salicylate de méthyle.

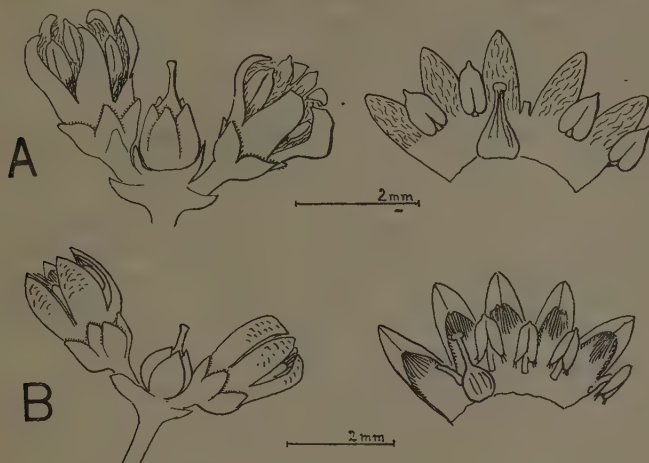


FIG. 10. — A. Sect. Samba; *Strychnos Samba* DUVIGN. (type).

B. Sect. Micranthae; ser. Acrotrichae; *Strychnos Malchairi* DE WILD. (Louis 3015).

## II. *Micranthae* sect. nova. (fig. 10).

*Inflorescentiae* axillares. *Flores* parvulae, 5-4-merae, *corolla* rotacea, *staminibus* exsertis, *filamentis* distinctis in sinubus adfixis; *ovarium* globulosum *stylo* breve; *fructi* 1-2-spermi; *cirrhi* simplices. — *Typus sectionis*: *Strychnos malacoclados* C. H. WRIGHT.

Cette section diffère de la précédente par les inflorescences axillaires et les cirrhes simples. Le filet des étamines est généralement très nettement développé.

Ainsi conçue cette section est hétérogène, et pour une meilleure compréhension des espèces, nous l'avons divisée en séries :

— Inflorescences et fleurs poilues à étamines à long filet. Fleurs 5-4-mères. Racines brunes..... *Malacocladae*.

— Inflorescences et fleurs glabrescentes à étamines à filet court; fleurs 4-mères. Racines rouges..... *Icajae*.

— Inflorescences et fleurs glabrescentes, mais une touffe de poils raides pendant du sommet des 5 lobes de la corolle. Racines brunes..... *Acrotrichae*.

Ces trois séries comportent d'assez nombreuses espèces, principalement lianes répandues dans les forêts ombrophytes et galeries forestières des régions guinéo-congolaise et soudano-zambézienne.

a. Ser. **Malacocladae** (DUVIGN.) comb. nov.

SECT. *Malacocladae* DUVIGN., *Lejeunia* II, 1947, 57.

*Corolla* intus pilosa, pilis dispersis ; filamenta elongata, antheris glabris. *Radix* brunnea.

Nous avons longuement décrit cette section (8), qui comporte une espèce hautement polymorphe et distribuée dans toute la région guinéo-congolaise avec fortes irradiations dans la région soudano-zambézienne : *Strychnos angolensis* GILG. Nous avons fait rentrer dans l'échelle de variabilité de cette espèce un certain nombre d'espèces de la forêt ombrophyte congolaise comme *S. Lacourtiana* DE WILD., *S. Mongonda* DE WILD., *S. Likimiensis* DE WILD. ; nous sommes aujourd'hui d'avis d'y faire rentrer aussi deux espèces katangaises à faciès sclérophylle : *S. Bequaertii* DE WILD. et *S. Tuvungasala* DUVIGN.

La section comprend d'autres espèces à distribution plus localisée, comme *Strychnos malacoclados* C. H. WRIGHT, *S. pansa* S. MOORE, *S. cinabarrina* GILG des forêts guinéennes, *S. nautophylla* DUVIGN. du Lomami, *S. matopensis* S. MOORE des collines rhodésiennes, *S. Atherstonei* HARV. de l'Afrique du Sud. Ces deux dernières espèces arbustives.

b. Ser. **Icajae** nova.

*Inflorescentiae* et *corolla* glabrescentes ; *flores* 4-merae ; *stamina* subsessila, antheris glabris ; *fructi* sat magni, monospermi. *Radix* rubra. — Typus seriei : *Strychnos Icaja* BAILL.

Cette section se réduit probablement à une seule espèce, dont nous avons précédemment débrouillé la synonymie.

*S. Icaja* se reconnaît aisément de toutes les autres espèces africaines par ses très grandes feuilles à réseau de nervures extrêmement serré et allongé perpendiculairement à l'axe de la feuille, et surtout par ses longues racines rouges pivotantes, qui s'extraient aisément des sols légers où croît l'espèce.

Ces racines rouges contiennent de la strychnine, et constituent un des poisons d'épreuve les plus réputés en Afrique tropicale. Nous renvoyons le lecteur à l'article que nous avons publié à ce sujet jadis (6). La graine est spécialement grosse.

c. Ser. **Acrotrichae** nova.

*Inflorescentiae* et *corolla* glabrescentes ; *flores* 5-merae ; *corolla* intus glabra sed apices loborum cirro pilorum penduntium muniti ; *stamina* cum filamento bene evoluta, antheris pilosis. — Typus seriei : *Strychnos Malchairi* DE WILD.

La particularité des espèces de cette section est donc d'avoir une touffe de poils raides pendants insérés à l'extrémité des lobes, qui sont d'ailleurs très charnus et très concaves. Elles méritent peut-être un rang hiérarchique plus important, mais leur étude doit d'abord être approfondie. Tout ce qu'on peut dire aujourd'hui, c'est qu'on observe dans toute la forêt ombrophyte congolaise, du Mayombe et de la cuvette, un certain nombre de formes non encore étudiées gravitant autour de *S. Malchairi* DE WILD. Ces plantes se reconnaissent aisément à leurs feuilles d'un beau vert clair doré à nervures et pétioles jaune vif, dont la couleur reste presque inaltérée en herbier.

A cette section appartient aussi *S. mimfiensis* GILG, des forêts gabonaises.

## 12. *Ligustroides* sect. nova.

*Arbores vel frutices ligustriformes. Inflorescentiae terminales et laterales. Calyx bracteosus. Corolla parvula, rotacea, tubo brevior quam lobis, lobis intus disperse pilosis; stamina exserta, filamentis sat longis in sinibus adfixis; ovarium et stylum breve glabris. Fructi 1-2-spermi. Plantae sine cirrhis nec spinis.*

Cette section comporte un nombre important d'arbustes sempervirents à aspect de *Ligustrum* (feuilles d'un beau vert brillant) des taillis et bush zambéziens, principalement dans l'Est et le Sud-Est du domaine zambézien; faisant face à cette région, on les retrouve aussi à Madagascar, par de là l'océan; on les retrouve encore, avec la forte disjonction signalée à propos de la section « *Heterophyllae* », dans les bush côtiers de la côte Ouest de l'Angola, et ce, jusqu'à Matadi.

Ces arbustes forment ainsi un groupe des plus homogènes, caractérisé par des inflorescences à fleurs verdâtres souvent cléistogames, sinon à corolle rotacée avec poils dispersés sur la face interne des lobes, qui sont nettement plus longs que le tube. Les étamines à anthères glabres ont des filets courts mais distincts, atteignant parfois la longueur de l'anthère. L'ovaire globuleux se prolonge en style court, glabre. Les petits fruits mono- (ou bi-)spermes contiennent une pulpe jaune, sucrée.

Les arbustes en question ont été répartis en un grand nombre d'espèces distinctes, mais appartiennent sans doute pour la plupart à l'échelle de variabilité d'une vaste espèce collective, pour laquelle le nom le plus anciennement publié est *Strychnos Holstii* GILG dont le type a disparu. Nous avons déjà (4) fait rentrer dans cette synonymie le *S. ligustroides* GILG des bush côtiers de l'Angola et de Matadi, et le *S. reticulata* BURTT DAVY, des bush de l'Est africain. Signalons encore du groupe de *S. Holstii* et n'en constituant peut-être que des variétés: *S. procera* GILG et BUSSE, *S. sennensis* BAKER, *S. Elliottii* GILG et BUSSE, *S. myrcioides* S. MOORE, *S. pauciflora* GILG (Mozambique), *S. Henningsii* GILG.

### III

De Brevitubae à étamines insérées exactement dans l'échancrure des lobes, comme chez les Heterophyllae par exemple, on passe, par un allongement du tube et un raccourcissement des lobes, à toute une série d'espèces à fleurs campanuliformes ou hypocratérisiformes à étamines exsertes et par conséquent à ovaire à long style. Les fruits sont naturellement petits, 1-2-spermes, et les cirrhes ne sont plus que très rarement géminés.

Une seule section de peu d'importance a des inflorescences terminales : sect. Booneae.

Les autres sections ont des inflorescences axillaires très différenciées à rachis et pédicelles extrêmement grêles, quasi filiformes chez de nombreuses espèces. Les Floribundae sont des lianes à cirrhes simples, à corolle à tube relativement court, généralement campanuliforme, à filets des étamines allongés. Les Dolichanthae sont bien voisines ; ce sont des arbustes, des suffrutex, ou des lianes à cirrhes bigéminés, à corolle à tube très long (les plus longs qu'on trouve en Afrique, mais qui sont encore bien petits par rapport à ceux des Longitubae américaines), hypocratérisiforme, à étamines subsessiles. Les Heterodoxae ont des caractères particuliers qui sont décrits sous cette rubrique.

#### 13. Booneae sect. nova.

*Inflorescentiae* terminales. *Calyx* bracteosus ; *corolla* 5-mera campanuliformis, usque medium aut ultra in lobis divisa intus crispato-pilosis ; *stamina* exserta, filamentibus longis in sinubus productis, antheris glabris ; *ovarium* et stylum longum pilosa ; *fructi* parvi, 1-2-spermi ; *cirrhi* simplices. — Typus sectionis : *Strychnos Boonei* DE WILD.

La section est réduite à cette seule espèce, liane à cirrhes simples des forêts ombrophytes congolaises et gabonaises, noircissant par dessiccation. Les fleurs sont très typiques, les lobes étalés offrant la masse cotonneuse crépue des poils de leur face interne ; de cette masse sort au centre de la fleur un long style poilu entouré de cinq longues étamines à anthères glabres.

#### 14. Syringiflorae sect. nova. (fig. II).

*Inflorescentiae* axillares. *Flores* 5-merae, magnae. *Calyx* bracteosus ; *corolla* campanuliformis in medio superiore in lobis intus glabris divisa, tubo longo intus piloso ; *stamina* magis exserta, filamentibus longis in sinubus productis, antheris glabris saepe elongatis ; *ovarium* et stylum longa, pilosa aut glabra ; *fructi* ignoti ; *cirrhi* geminati. — Typus sectionis : *Strychnos subaquetica* DE WILD.

Belles lianes à grandes fleurs odorantes, à cirrhes géminés, des forêts ombrophytes guinéo-congolaises. Corolle à tube long égalant les lobes, qui pendant l'anthèse s'écartent, montrant au centre de la fleur une sorte de faisceau constitué par les



étamines longuement exsertes entourant le style très allongé. Les lobes sont glabres, l'intérieur du tube est poilu.

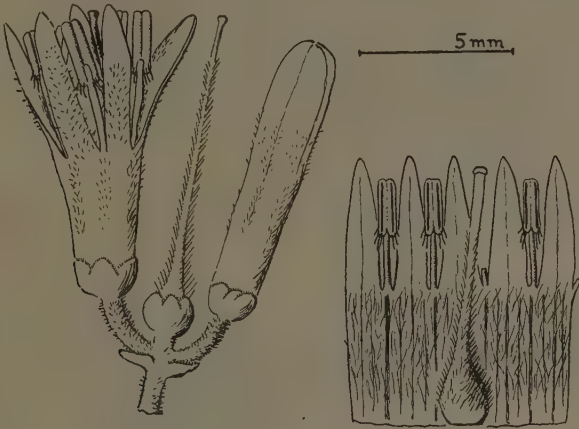


FIG. 11. — Sect. Syringiflorae : *Strychnos subaquatica* DE WILD. (Louis 12475).

*Strychnos subaquatica* DE WILD. est une liane à ovaire et style poilus très commune dans les forêts congolaises ; nous ne voyons aucune différence avec *S. syringiflora* A. CHEVAL., considéré comme un arbuste de la Guinée française et du Sierra Leone ; nous paraît aussi synonyme : *S. sumbensis* R. GOOD.

*Strychnos Barteri* SOLERED. est une liane à ovaire et style glabres des forêts du Sierra Leone et du Nigeria.

#### 15. *Heterodoxae* sect. nova.

A precedente sectione vix differens, sed tubo intus glabro et lobis intus pilosis ; filamenta breviora distincte ad tubum decurentia. Fructi 1-2-spermi, nigro-coerulei.

Nous nous résignons à placer dans une section autonome une curieuse espèce arborescente de *Strychnos* très commune dans l'Est du domaine zambézien, et caractérisant entre autres les termitières du Katanga : *Strychnos Stuhlmannii* GILG (syn. : *S. heterodoxa* GILG) ; les fleurs ont, comme dans la section précédente, une corolle à tube égalant les lobes ; mais ici, les étamines insérées dans les échantures ont un filet nettement plus court ; en dessous, la fusion du filet avec le tube n'est pas totale : le filet est nettement décurrent sur le tube, qui est glabre intérieurement. Très typique est la ramification des rameaux jeunes. Très typiques aussi sont les fruits qui ressemblent à de petites prunes noires très juteuses, mais dont la pulpe est également noire, et est, contrairement à la pulpe sucrée des fruits mûrs des autres *Strychnos*, d'une amertume profonde et tenace, qui fait saliver pendant des heures celui qui a cru s'en rafraîchir.

16. **Floribundae** sect. nova. (fig. 12).

*Inflorescentiae* axillares graciles, rhachillis pedicellisque magis tenuibus. *Flores* 5-4 merae. *Calyx* bracteosus ; *corolla* campanuliformis vel hypocrateriformis, ad tertium aut medium superiora in lobis divisa, tubo longo, lobis ac tubo plus minusve intus pilosis ; *stamina* exserta, filamentibus longis in sinibus productis, antheris glabris ; *ovarium* et stylum longum glabra ; *fructi* parvi, 1-2-spermi ; *cirrho* simplices. — Typus sectionis : *Strychnos Dale* DE WILD.

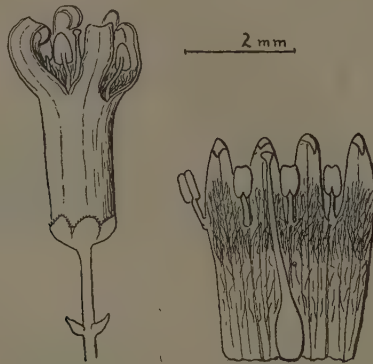


FIG. 12. — Sect. Floribundae : *Strychnos Dale* DE WILD. (type).

Section caractérisée par des inflorescences axillaires très grêles (très fragiles en herbier), à articles filiformes ; par des fleurs à corolle à tube plus ou moins allongé, à long style et étamines exsertes ; à fruits petits, monospermes ou bispermes. Ce sont toujours des lianes à cirrhes simples des forêts ombrophytes guinéo-congolaises.

Section un peu hétérogène que nous divisons difficilement comme suit :

a. ser. **Eufloribundae** : rien que des poils dispersés à la fois sur la surface interne du tube et des lobes ; corolle souvent fendue jusqu'à la moitié ; anthères globuleuses.

b. ser. **Littorales** : en plus des poils dispersés, un anneau plus ou moins bien formé de poils raides à la gorge de la corolle ; celle-ci à long tube, hypocratéiforme ; anthères très petites, triangulaires, à peine plus larges que le filet qui les porte.

a. Ser. **Eufloribundae** nova.

*Corolla* saepe sat profunda in lobis divisa, lobis tuboque intus plus minusve disperse pilosis, apice loborum saepe nudo ; antherae globulosae. Typus seriei : *Strychnos floribunda* GILG.

On trouve dans cette série des espèces à corolle fendue jusqu'à la moitié et de ce fait plus ou moins campanuliforme, comme *S. floribunda* GILG des forêts congolaises, ou *S. malifolia* BAKER (syn. : *S. Welwitschii* GILG pro parte) (\*) des forêts de l'Angola.

Une belle liane des forêts guinéennes, et même congolaises, reconnaissable à ses feuilles vert-olive luisantes à la face supérieure, où la nervure est très large et aplatie, a été d'une manière très générale confondue dans les herbiers de Paris et de Londres avec *S. floribunda* : il s'agit de *S. Dale* DE WILD., à tube bien plus long que chez *S. floribunda*. Citons encore dans cette série deux lianes xérophytiques des bush de l'Est africain, à fleurs trapues tétramères, qui nous paraissent d'ailleurs des synonymes : *S. usumbarensis* GILG et *S. micans* S. MOORE ; nous avons trouvé ce dernier au Katanga.

b. Ser. **Littorales** nova.

*Corolla* tubo longo vel longissimo munita, lobis tuboque intus plus minusve disperse pilosis, praeterea annulo pilorum strictorum plus minusve distincto ad faucem inserto, antheris parvissimis triangularibus.

Cette série comporte quelques lianes principalement guinéennes : *Strychnos ndengensis* PELLEGR. (Mayombe) et *S. littoralis* A. CHEVAL. (Cameroun, Nigeria, Côte d'Ivoire).

17. **Dolichanthae** sect. nova. (fig. 13).

*Inflorescentiae* axillares. *Flores* 4-merae. *Calyx* bracteosus ; *corolla* hypocrate-riformis, in quarto superiore in lobis divisa, tubo longissimo, lobis ac tubo intus regulariter crispato-pilosis ; *stamina* exserta, filamentibus brevibus in sinibus productis, antheris glabris parvulis ; *ovarium* et stylum longissimum glabra ; *fructi* parvi, excentrice apiculati, 1-2-spermi. Frutices, suffrutices, aut plantae scandentes *cirrhis* bigeminatis. — Typus sectionis : *Strychnos Gossweileri* EXELL.

Malgré les cirrhes bigeminés qu'on trouve dans une espèce, nous considérons cette section comme le summum de l'évolution du genre en Afrique ; ses longues corolles hypocratérides peuvent seules rivaliser quelque peu avec celles des espèces américaines du groupe *Strychnos toxifera* BENTH. ; le nombre de pièces florales est typiquement réduit à 4 ; les étamines à anthères réduites, devenant triangulaires à maturité, ont un filet court mais bien développé (différence avec *Longitubae* américaines ?) ; le style très long et glabre, est longuement exsert ; les fruits sont également réduits, de couleur bleue ou noire, à 1-2 graines ; ils sont munis à la base d'un étranglement cylindrique et se terminent par un cône excentrique.

---

(\*) Le binôme *S. Welwitschii* GILG est plus ancien, mais devrait être écarté comme nomen confusum.

Les « Dolichanthae » sont très apparentées aux « Floribundae », et la distinction est par exemple bien peu nette avec *S. littoralis*. (Celui-ci a des cirrhes simples).



FIG. 13. — Sect. Dolichanthae : *Strychnos Gossweileri* EXELL (DUVIGNEAUD 312 S).

Au point de vue phytogéographique, la distinction est nette : les « Dolichanthae » sont localisés au domaine zambézien : arbustes sclérophylles non encore décrits des bush de l'Est ; *S. Gossweileri* EXELL : liane sclérophylle des bush de l'Angola et de Matadi ; *S. caespitosa* GOOD : suffrutex rhizomateux des steppes de l'Angola.

Université de Bruxelles  
Laboratoire de Botanique Systématique  
et de Phytogéographie



## BIBLIOGRAPHIE

1. BAKER, J. G. — Diagnoses Africanæ, V, Loganiaceæ ; *Kew Bull.* 1895, 96.
  2. BEILLE L. — Précis de Botanique Pharmaceutique, T. II, 1935, 1305-1319.
  3. BULLOCK A. A. et BRUCE E. A. — On the synonymy and distribution of *Strychnos innocua* DEL., *Kew Bull.* 1938, 45.
  4. CHEVALIER A. — Le *Strychnos Icaja* BN., poison d'épreuve de l'Afrique équatoriale et du Congo belge, *Rev. Int. Bot. Appl. et Agr. trop.*, 295-296, 1947, 206.
  5. CHEVALIER A. — Quelques *Strychnos* africains inoffensifs ou peu toxiques, *Rev. Int. Bot. Appl. et Agr. trop.*, 299-300, 1947, 353.
  6. DUVIGNEAUD P. — Note sur les *Strychnos* employés comme poisons d'épreuve au Congo belge, *Bull. Inst. Roy. Col. Belge*, 19, 1948, 210.
  7. DUVIGNEAUD P. — Le genre *Scyphostrychnos* S. MOORE au Congo belge, *Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc.* 5<sup>me</sup> série, 34, 1948, 97.
  8. DUVIGNEAUD P. — Le groupe du *Strychnos Malacoclados* WRIGHT en Afrique équatoriale, *Lejeunia*, 11, 1947, 55.
  9. DUVIGNEAUD P. et DENOEL A. — Les variétés congolaises de *Strychnos Holstii* GILG et leurs alcaloïdes, *Bull. Inst. Roy. Col. Belge*, 20, 1949, 584.
  10. DUVIGNEAUD P. — Le cas épineux des *Strychnos* à épines des formations herbeuses de l'Afrique tropicale, *Lejeunia*, 13, 1949, 103.
  11. DUVIGNEAUD P. et STAQUET J. — Un *Strychnos* nouveau des galeries forestières du Katanga et de la Rhodésie du Nord, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 84, 1951, 69.
  12. DUVIGNEAUD P., STAQUET J. et DEWIT J. — Contribution à l'étude anatomique des rameaux chez les sections africaines du genre *Strychnos*, *ibid.* 85, 1952, 39.
  13. GILG E. — Loganiaceæ africanæ, *Bot. Jahrb.* 17, 1893, 559.
  14. GILG E. — Loganiaceæ africanæ IV, *ibid.* 28, 1901, 116.
  15. GILG E. et BUSSE W. — Weitere Beitrage zur Kenntniss des Gattung *Strychnos*, *ibid.* 36, 1905, 87.
  16. HILL A. W. — The genus *Strychnos* in India and the East, *Kew. Bull.* 1917, 121.
  17. HUTCHINSON J. et DALZIEL J. M. — *Flora of West tropical Africa*, II, 1931, Loganiaceæ, with M. B. MOSS, 17.
  18. KRUKOFF B. A. et MONACHINO I. — The American species of *Strychnos*, *Brittonia*, 4, 1942, 248.
  19. SOLEREDER H. — Loganiaceæ, apud ENGLER ET PRANTL, *Natürl. Pflanzenfam.* 4, Abt. 2, 1895, 19.
-



# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE DES RAMEAUX CHEZ LES SECTIONS AFRICAINES DU GENRE *STRYCHNOS*

par P. DUVIGNEAUD, J. STAQUET et J. DEWIT.

Résultats botaniques de la Mission organisée en 1948 par le Centre de Documentation et de Coordination des Recherches Chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. (Communication n° 22).

## I. INTRODUCTION.

En Botanique Systématique, les caractères anatomiques peuvent avoir une grande importance dans la délimitation des espèces et des groupes. Cette importance est d'autant plus grande que la structure anatomique est plus complexe, c'est-à-dire que le nombre de caractères à observer est plus élevé.

Ceci est particulièrement applicable au genre *Strychnos*, qui présente une grande complexité de structure anatomique des tiges, des feuilles et des fruits.

Divers auteurs (SOLEREDER, BEILLE), se basant principalement sur des *Strychnos* américains et asiatiques, ont depuis longtemps utilisé, pour la séparation de certains groupes systématiques, la position de l'anneau de sclérenchyme qui, dans la tige, se trouve soit à la limite du liber et du parenchyme cortical, soit dans le parenchyme cortical. Plus récemment, COCKRELL a établi une table diagnostique basée sur la structure anatomique du bois pour distinguer un certain nombre d'espèces de *Strychnos* sud-américains.

La présente note constitue un premier essai d'étude sommaire de l'anatomie des rameaux des *Strychnos* africains en rapport avec la systématique des espèces. Nous avons récemment (DUVIGNEAUD 1952) élaboré un système, encore bien provisoire, mais que nous voudrions naturel, des espèces africaines du genre. Ce système est principalement basé sur la morphologie des inflorescences, des fleurs et des fruits, et il nous a conduit à reconnaître 17 groupes distincts, de valeur systématique inégale, mais auxquels nous avons uniformément attribué le rang de sections, pour ne pas compliquer les choses avant qu'une révision générale de toutes les espèces mondiales du genre n'ait été entreprise.

*Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, Tome 85, p. 39 (novembre 1952). — Communication présentée à la séance du 22 mars 1952.

Dans quelle mesure les données tirées de l'observation des caractères anatomiques confirment-elles ou infirment-elles un système obtenu à partir de données fournies par la morphologie externe ? C'est de cela que nous avons voulu nous rendre compte en examinant des coupes faites dans les rameaux de certaines espèces dont du matériel était à notre disposition. Il s'agit bien plus d'une série de coups de sonde que d'une étude générale et définitive, pour laquelle un matériel complet et adéquat est nécessaire ; nous n'avons généralement pu disposer que d'un certain nombre de matériaux d'herbiers ou de rameaux desséchés, bien que dans certains cas nous ayons pu disposer d'un matériel que nous avions pu conserver en milieu liquide.

Puisse cette contribution modeste à l'étude d'un genre africain attirer l'attention des anatomistes sur des structures qui paraissent, dans bien des cas, fort intéressantes.

## II. QUELQUES DONNÉES GÉNÉRALES SUR L'ANATOMIE DES RAMEAUX DANS LES ESPÈCES AFRICAINES DU GENRE *STRYCHNOS*.

La **moelle** persiste longtemps, ou disparaît bientôt ; souvent, le rameau devient creux par dissociation des cellules de la moelle, mais parfois il est normalement creux, la cavité interne étant bien limitée dès le début par des cellules spécialisées. La moelle est parenchymateuse, ou bien les membranes des cellules s'épaississent en un sclérenchyme compact, ou bien certaines cellules se « solidifient » en cellules pierreuses isolées ou groupées en îlots parfois convergents.

Le **liber interne** (*phloème intraxylaire*) est toujours présent : c'est une caractéristique de la sous-famille des *Loganioidae* ; il forme des massifs, plus rarement une zone continue, à la face interne du bois ; ces massifs plongent dans la moelle.

Le **bois**, composé surtout de vaisseaux et de fibres, comporte aussi des **rayons médullaires** minces, composés souvent d'une seule file de cellules, parfois de 2 à 4 files de cellules ; il comporte parfois encore dans toute sa masse des îlots de liber (*phloème interxylaire*), dus à des changements qualitatifs d'activité du cambium, passagers et locaux ; la présence ou l'absence de phloème interxylaire nous paraît être un caractère systématique de la plus haute importance. Enfin, il existe aussi dans le bois du **parenchyme ligneux** ; celui-ci peut former des plages étendues, entourant souvent des ensembles de vaisseaux groupés ; parfois, il se réduit à des anneaux ou arcs d'une seule file de cellules entourant les massifs phloémiens ou les vaisseaux isolés ; les plages de parenchyme ligneux sont souvent allongées en zones concentriques.

Le mode de groupement des vaisseaux semble caractéristique d'une espèce donnée, et COCKRELL y attache une grande importance systématique ; ces vaisseaux sont parfois isolés, et ils sont alors dispersés dans le xylème d'une manière régulière ou irrégulière ; ils sont le plus souvent groupés en petit nombre, et dans ce cas leur orientation dans le groupe peut être quelconque, ou au contraire ils peuvent être disposés en files radiales ou transversales.

Le **liber externe** forme une mince bande continue à la périphérie du bois ; il s'y développe souvent un anneau discontinu d'une seule file de fibres libériennes très aplaties, qui en marquent généralement la périphérie.

L'**écorce** se compose d'un parenchyme surmonté d'un épiderme ; ce parenchyme est parfois plus ou moins collenchymateux vers l'extérieur.

Dans le parenchyme cortical se développent presque toujours des cellules pierreuses ; le plus fréquemment, ces cellules s'associent en un **anneau scléreux**. Nous avons déjà dit l'importance systématique attachée par divers auteurs (spécialement SOLEREDER) à la position de cet anneau. Celui-ci est parfois situé très nettement au sein même du parenchyme cortical ; mais on le trouve plus souvent à la limite entre le liber et le parenchyme cortical ; dans ce cas, selon les auteurs, il appartient au liber. Nous voyons une confirmation de cette thèse dans de nombreux cas où l'anneau de fibres libériennes se trouve à l'extérieur de cet anneau scléreux. Mais parfois (par exemple dans l'importante section *Spinosa*), l'anneau de fibres libériennes se forme au milieu du liber, et non à sa périphérie, et est ainsi situé intérieurement par rapport à l'anneau scléreux.

Dans ce cas, il est parfois difficile de se prononcer sans une étude approfondie, sur la véritable nature du tissu qui sépare les deux anneaux.

Remarquons encore qu'avec l'âge peuvent se développer chez certaines espèces (p. ex. *S. innocua*, *S. mitis*, *S. Lokua*) deux ou plusieurs anneaux scléreux, plus ou moins discontinus et concentriques, dont certains îlots de cellules pierreuses se développent au sein du tissu libérien (voir fig. 2 B et fig. 3) ; parfois, les deux types d'anneaux scléreux existent simultanément.

Lorsque la tige accroît son diamètre, se développe sous l'épiderme un périderme composé d'un **liège** souvent très épais, formé de cellules à membranes minces ou épaisses et d'un phelloderme souvent peu apparent, mais qui dans certains cas différencie des cellules pierreuses, qui peuvent même former un **anneau scléreux phello-dermique**. La présence d'un tel anneau avait été signalée en 1899 par SOLEREDER chez deux espèces africaines, *S. Lokua* (syn. *S. laxa*) et *S. spinosa* ; nous l'avons bien retrouvé chez ces deux espèces, et chez toutes les autres qui avec celles-ci forment la section *Spinosae*.

Ainsi, chez les *Strychnos* africains, on peut trouver chez les rameaux jeunes, dans le cylindre qui entoure le bois, jusqu'à 4 anneaux ou assises de tissus mécaniques :

- anneau de fibres libériennes
- anneau scléreux (cellules pierreuses) libérien
- anneau scléreux cortical
- anneau scléreux phellodermique,

les deux premiers pouvant se situer dans l'ordre indiqué ou dans l'ordre inverse.

Souvent, un ou plusieurs de ces anneaux mécaniques manquent. Le nombre



de combinaisons possibles est grand, et on voit tout le parti qu'on peut en tirer pour une distinction systématique des espèces.

Ajoutons encore que chez certaines espèces, l'épiderme ou le liège sont composés de cellules sclérifiées cubiques, ce qui ajoute encore une assise mécanique supplémentaire.

3. Nous avons fait nos observations sur des rameaux de 2 à 4 ans, ne dépassant jamais 1 cm. de diamètre. C'est le seul matériel qui soit actuellement accessible avec une diversité suffisante. Il est certain qu'avec l'âge, l'anatomie se transforme : la moelle disparaît, les rayons médullaires s'épaississent vers la périphérie, l'écorce se disloque ; peut-être le liber interxyloïde n'apparaît-il chez certaines espèces qu'à partir d'un certain âge. Aussi les caractères que nous décrivons ci-dessous ne sont-ils pas nécessairement valables pour de grosses tiges ou de grosses branches. Nous avons pu établir une constance suffisante des caractères anatomiques dans les rameaux de 2 à 4 ans grâce à certaines espèces et sections (sect. *Spinosa*, sect. *Densiflorae*) pour lesquelles nous disposions d'un très important matériel.

### III. ÉTUDE ANATOMIQUE DE RAMEAUX D'ESPÈCES ET DE SECTIONS DIVERSES.

Le but du présent travail étant de chercher des arguments nouveaux en faveur d'un système naturel des *Strychnos* africains, nous suivrons dans ses grandes lignes l'ordre systématique que nous avons déjà établi en nous basant sur des critères morphologiques (DUVIGNEAUD 1952).

#### I

A. Un premier groupe de sections comprend des espèces à gros fruits polyspermes, à inflorescences terminales, à étamines insérées près de la base de la corolle, à poils rassemblés en un anneau raide inséré à la gorge de la corolle, à cirrhes géminés quand ils existent.

Trois sections importantes :

*Phaeotrichae* : calice à lobes lancéolés verts ; étamines longuement exsertes portant un bourrelet près de la base ; plantes inermes.

*Spinosa* : calice à lobes lancéolés verts ; étamines insérées sans bourrelet ; épines nodales.

*Aculeatae* : calice à lobes courts scarieux ; étamines insérées ; aiguillons.

Leurs caractéristiques respectives, en ce qui concerne l'anatomie des rameaux, peuvent se déduire des schémas de la fig. 1.

La sect. *Spinosa* (B) se distingue immédiatement des deux autres par l'absence de phloème interxyloïde, et par la présence d'un anneau scléreux phellodermique. Cette section est une des mieux représentées dans la flore d'Afrique, tant par le nombre des espèces que par celui des individus, et nous avons pu disposer d'un

matériel abondant. Celui-ci nous a permis de constater une grande constance des caractères anatomiques, qui de plus ne sont guère influencés par la position géographique des individus ; les rameaux de divers individus de *S. Lokua* et de *S. cocculoides* du Bas-Congo ont exactement la même structure que ceux d'individus du Katanga ; nous n'avons pas non plus trouvé de différence dans l'anatomie de rameaux de *S. Lecomtei* provenant les uns de l'Ubangui-Chari, les autres du Bas-Congo. Une autre caractéristique des *Spinosae* est d'avoir des rayons médullaires relativement épais ; les vaisseaux sont groupés en petits amas dispersés ; le parenchyme ligneux est très développé.

Les *Aculeatae* (C) sont dépourvues d'anneau scléreux (le fait avait déjà été observé par SOLEREDER sur *S. aculeata*) ; leur bois est extrêmement compact, composé de fibres très serrées, sans parenchyme, à rayons médullaires étroits ; les vaisseaux sont isolés.

Les *Phaeotrichae* (A) ont un anneau scléreux situé dans l'écorce ; leur bois est bien moins compact : parenchyme ligneux abondant, rayons médullaires relativement épais ; les vaisseaux sont groupés en files radiales.

L'exemple de ces trois sections montre à suffisance (fig. 1) l'importance systématique considérable des caractères anatomiques chez les *Strychnos* africains.

Nous passerons maintenant en revue ces diverses sections pour plus de détails, et nous examinerons séparément le cas des diverses espèces qu'il nous a été donné d'étudier.

#### 1. Sect. *Phaeotrichae* (fig. 1 A).

Liber interxyle ; du parenchyme ligneux ; un anneau discontinu de fibres libériennes à la limite du liber ; un anneau scléreux dans le parenchyme cortical.

##### a. *Strychnos thyrsoiflora* MILDBR. (fig. 1 A).

*Moelle* creuse à cavité bien limitée ; devient sclérénchymateuse vers la périphérie pour sous-tendre par des arcs de sclérénchyme les îlots de phloème intraxyle.

*Liber* : *phloème intraxyle* en îlots arrondis ; *phloème interxyle* en îlots arrondis (150-170  $\mu$  de diamètre) disposés concentriquement ; *phloème externe* en anneau très étroit, avec rhomboédres d'oxalate de Ca,  $\pm$  limité extérieurement par un anneau discontinu de fibres libériennes aplaties.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* disposés en files radiales ; *parenchyme ligneux* abondant en zones concentriques ; *rayons médullaires* de 2 à 3 files de cellules alternant avec d'autres à une seule file.

*Écorce* : *parenchyme cortical* très mince, avec *anneau scléreux* continu de 1-2 assises de cellules pierreuses ; *épiderme* évanescant ; *liège* composé de cellules aplaties à membranes tangentielles très épaisses, devenant quadratiques jaunâtres et presque entièrement remplies par la membrane lignifiée.

Matériel : Duvigneaud 400, 914 ; Louis 1449.

b. **Strychnos phaeotricha** PIERRE.

Pratiquement semblable au précédent.

Matériel : Le Testu 7699.

2. Sect. **Spinosa**. (fig. 1 B).

Pas de liber interxyloire ; parenchyme ligneux très développé ; un anneau de fibres libériennes à l'intérieur de l'anneau scléreux ; un anneau scléreux dans le parenchyme cortical et un autre phellodermique sous le liège ou sous l'épiderme.

a. **Strychnos Lokua** A. RICH. Arbuste épineux des savanes.

*Moelle* parenchymateuse, avec nombreux rhomboèdres d'oxalate de Ca. Parfois, cellules pierreuses au centre.

*Liber* : *phloème intraxylaire* en flots arrondis ; *phloème externe* avec rhomboèdres d'oxalate ; anneau de fibres non ou à peine ébauché.

*Bois* : *vaisseaux* groupés par quelques-uns, transversalement ou radialement ; *parenchyme ligneux* (souvent une seule assise de cellules) autour des vaisseaux, et en zones concentriques joignant les groupes de vaisseaux ; *rayons médullaires* assez épais de 2-4 files de cellules alternant avec d'autres à une seule file.

*Écorce* : *parenchyme cortical* bien développé, mais en grande partie occupé par les *anneaux scléreux* bien distincts, à 2-3 assises de cellules pierreuses subcubiques, surtout celles de l'anneau phellodermique ; avec l'âge peuvent se développer vers l'intérieur par rapport à l'anneau normal continu des anneaux supplémentaires, généralement très disloqués en flots de cellules pierreuses ; nombreux rhomboèdres ; *liège* bien développé, constitué de files parallèles de cellules quadratiques à membranes minces ; *épiderme* évanescent.

Matériel : Duvigneaud 7, 317, 320, 652, 1387, etc... ; Chevalier 6739.

b. **Strychnos cocculoides** BAK. (fig. 1 B). Arbuste épineux des savanes.

A peu près comme l'espèce précédente, mais :

*anneau de fibres libériennes* bien développé à la périphérie du *phloème externe* ; *liège* plus développé, avec épiderme mieux conservé sur la face externe du liège.

Matériel : Duvigneaud 260, 734, 1117, 1283, 1378, etc...

c. **Strychnos gracillima** BAK. Arbuste épineux des savanes.

A peu près comme *S. Lokua*, mais :

*anneau discontinu de fibres libériennes* très aplaties et déformées, à la périphérie du *phloème externe* ;

*anneau scléreux cortical* disloqué en flots de cellules pierreuses polyédriques pouvant être au contact soit de l'*anneau phellodermique*, soit du liber ou même se situer

à l'intérieur du liber ; ainsi, la distinction des deux anneaux est rendue difficile ;  
*liège* non ou peu développé

Matériel : Chevalier 6996.

d. **Strychnos djalonis** A. CHEVAL.

A peu près comme *S. Lokua*, mais :

*Anneau* discontinu de *fibres libériennes* vers la périphérie du phloème externe.

*Anneau scléreux phellodermique* discontinu, constitué d'une seule assise de cellules pierreuses quadratiques

Le *liège* est bien développé.

Matériel : Dewulf 646.

e. **Strychnos Lecomtei** A. CHEVAL. Liane des forêts ombrophytes.

*Moelle* évanescence, parenchymateuse, avec rhomboèdres d'oxalate et petits îlots de cellules pierreuses.

*Liber* : *phloème intraxylaire* en zone étroite continue ; *phloème externe* avec anneau de fibres libériennes très développé, souvent à 2 assises de fibres.

*Bois* : comme dans les espèces précédentes, mais vaisseaux plutôt isolés et disposés en lignes concentriques, ou groupés en files radiales.

*Écorce* : *parenchyme cortical* avec anneau scléreux continu à 1-2 assises de cellules pierreuses arrondies ; pas d'anneau scléreux phellodermique ; *liège* composé de cellules quadratiques à membranes minces, surmonté de *l'épiderme*.

Matériel : Duvigneaud 239, Le Testu 4592.

L'étude anatomique des rameaux de ces 5 espèces, d'écologie et phytogéographie différentes, montre bien l'unité anatomique de la section ; les 5 espèces sont construites sur le même gabarit, mais semblent avoir subi des modifications de détails qui permettent de les distinguer les unes des autres ; si nous sommes très catégoriques au niveau *section*, nous le sommes naturellement moins au niveau *espèce*, le nombre d'individus étudiés étant très faible. Il semble bien toutefois que, dans certains cas tout au moins, les caractères anatomiques puissent être utilisés pour la discrimination des espèces. Notons pour les *Spinosaë* :

l'absence d'anneau de fibres libériennes chez *S. Lokua*

la dislocation de l'anneau scléreux cortical chez *S. gracillima*

la dislocation de l'anneau phellodermique chez *S. djalonis*

la disparition de cet anneau phellodermique chez *S. Lecomtei*, liane des forêts ombrophytes.

3. Sect. **Aculeatae** (fig. 1 C).

*Liber interxyloire* ; pas ou peu de parenchyme ligneux ; un anneau discontinu de fibres libériennes à la limite du liber ; *anneau scléreux* nul ou réduit à quelques flots de cellules pierreuses dans le parenchyme cortical.

**Strychnos aculeata** SOLERED. (syn. : *S. Morteami* DE WILD.).

Liane des forêts ombrophytes.

*Moelle* se décomposant au centre ; parenchymateuse avec quelques flots de grandes cellules pierreuses ; quelques flots de petites cellules pierreuses à la périphérie du phloème intraxylaire.

*Liber* : *phloème intraxylaire* en plages jointives ; *phloème interxyloire* en flots allongés transversalement, très étendus (jusque 300  $\mu$  de largeur), disposés irrégulièrement en cercles ; *phloème externe* en anneau régulier, avec rhomboèdres d'oxalate, limité extérieurement par un anneau discontinu de fibres libériennes.

*Bois* extrêmement serré, sans parenchyme ligneux et à *rayons médullaires* d'une seule file de cellules ; *vaisseaux* isolés et épars.

*Écorce* : *parenchyme cortical* très épais (500  $\mu$ ) devenant collenchymateux vers l'extérieur ; pas d'anneau scléreux, mais quelques grosses *cellules pierreuses* isolées ou groupées par 2-6 dans le parenchyme ; *épiderme* très régulier composé de cellules cubiques extérieurement très sclérifiées.

Matériel : Duvigneaud 918, Chevalier 17894, Louis 15897.

B. A côté des 3 sections précédentes, nous avons placé la sect. *Variabiles*, à cause du calice à lobes lancéolés sépaliers et des fruits polyspermes ; mais il s'agit ici d'un groupe où les fleurs sont à un niveau d'évolution bien supérieur, les étamines exsertes étant insérées dans les échancrures entre les lobes de la corolle. Cette section ne comporte qu'une seule espèce, *S. variabilis*, dont voici les principales caractéristiques en ce qui concerne l'anatomie des rameaux.

4. Sect. **Variabiles**.

**Strychnos variabilis** DE WILD. Arbuste des forêts Bateke.

*Moelle* se décomposant au centre, entièrement sclérénchymateuse avec cellules pierreuses isolées.

*Liber* : *phloème intraxylaire* en plages arrondies ; *phloème interxyloire* en flots arrondis très grands et très nombreux, plus ou moins alignés concentriquement ; *phloème externe* en anneau régulier, à fibres libériennes peu différenciées mais contenant quelques rares cellules pierreuses.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* groupés en files radiales ; *rayons médullaires* larges à 1-4 files de grandes cellules ; *parenchyme ligneux* très abondant en larges zones concentriques.



*Écorce*: parenchyme cortical peu développé, presque entièrement remplacé par l'*anneau scléreux* continu à 2-3 assises de cellules ; *liège* composé de cellules aplaties à membranes tangentielles très épaissies.

Matériel : Duvigneaud 236, 615.

C. Du groupe A, on passe à la section *Penicillatae* par la réduction des cirrhes qui deviennent simples, et des fruits qui deviennent 1-2 spermes, le type floral étant conservé.

D'autre part, les fruits restant polyspermes et les cirrhes géminés, on passe à la section *Densiflorae* par perfectionnement de la fleur : tube de la corolle allongé avec étamines subsessiles dans l'échancrure des lobes.

La section *Mites* a des fleurs du type des *densiflorae*, mais des fruits 1-2 spermes.

Nous passerons en revue les espèces de ces sections qu'il nous a été donné d'examiner.

### 5. Sect. *Penicillatae*.

Les espèces africaines de cette section ont les particularités suivantes : pas de liber interxyle ; parenchyme ligneux à peine développé ; anneau de fibres libériennes très discontinu ou manquant ; anneaux scléreux cortical au voisinage de l'épiderme.

Suivant la position des inflorescences, nous avons divisé la section en 2 séries : les *Tchibangenses* à inflorescences terminales, les *Eupenicillatae* à inflorescences axillaires.

Cette distinction n'est pas appuyée par des arguments tirés de l'anatomie des rameaux ; celle-ci paraît à peu de choses près uniforme. Voici d'ailleurs le détail pour les deux espèces-clés des deux séries.

#### a. *Strychnos tchibangensis* PELLEGR.

*Moelle*: parenchyme à rhomboèdres passant vers le centre à une masse compacte de cellules pierreuses.

*Liber*: *phloème intraxyle* en nombreuses plages arrondies ; *phloème externe* à fibres libériennes non différenciées, contenant des rhomboèdres d'oxalate.

*Bois*: très fibreux ; *vaisseaux* isolés ou groupés par deux, distribués en zones concentriques ; *rayons médullaires* de largeur variable, à 1-2 fibres de cellules petites ou grandes ; *parenchyme ligneux* réduit à quelques cellules au voisinage immédiat des vaisseaux.

*Écorce*: *parenchyme cortical* bien développé mais mal limité vers le liber ; *anneau scléreux* compact et continu presque contre l'*épiderme*, dont il n'est séparé que par 1-2 assises de petites cellules parenchymateuses.

Matériel : Le Testu 1909.

b. **Strychnos brevicymosa** De WILD.

Anatomie des rameaux pratiquement identique de celle de l'espèce précédente, mais :

*faisceaux* distribués sans ordre dans toute la masse du bois ;  
présence de quelques *fibres libériennes* à la périphérie du phloème externe ;  
*anneau scléreux cortical* séparé de l'épiderme par 2-4 assises de cellules à *oursins* d'oxalate.

Matériel : Le Testu 4614, Louis 6825.

On voit qu'on ose à peine séparer anatomiquement ces deux espèces qui sont cependant morphologiquement très dissemblables.

6. Sect. **Densiflorae** (fig. 2 A, fig. 3).

C'est une très grosse section africaine très naturelle comportant de très nombreuses espèces des forêts ombrophyles, des galeries, des bush, des savanes, etc... En voici les particularités en ce qui concerne l'anatomie des rameaux : liber interxyloïque présent ; parenchyme ligneux peu développé ; anneau de fibres libériennes très discontinu ou manquant ; anneau scléreux continu dans le parenchyme cortical, souvent près de la limite du liber.

Voici le détail, pour quelques espèces de forêt et de savane.

a. **Strychnos densiflora** BAILL. Liane.

*Moelle* : parenchymateuse au centre, elle passe vers les bords à un système continu d'arcs de sclérenchyme sous-tendant les plages de phloème intraxylaïque.

*Liber* : *phloème intraxylaïque* en nombreuses plages arrondies ; *phloème interxyloïque* en îlots arrondis (70-80 $\mu$  de largeur) disposés en cercles assez nettement concentriques ; *phloème externe* en anneau régulier, avec rhomboédres d'oxalate ; anneau de *fibres libériennes* aplaties très discontinu.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* isolés, épars ou un peu groupés irrégulièrement ; *rayons médullaires* de 1-2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* en couche mince autour des vaisseaux et des îlots phloémiques, et aussi en minces traînées transversales.

*Écorce* : parenchyme cortical assez bien développé, avec, vers l'intérieur, un *anneau scléreux* continu et compact, de 1-2 assises de cellules pierreuses ; quelques cellules pierreuses isolées de part et d'autre ; *liège* à cellules aplaties à membranes s'épaississant tangentiellement.

Matériel : Heudelot 861, Bequaert 6673.

b. **Strychnos Milneredheadii** DUVIGN. et STAQUET. Liane.

Anatomie des rameaux pratiquement identique à celle de l'espèce précédente.

*Sclérenchyme* de la moelle plus développé (membranes plus épaisses) et mieux limité.

Ilots de cellules cubiques dans la *moelle*. *Vaisseaux* mieux groupés en files radiales ou transversales. *Fibres libériennes* peu ou pas développées.

Matériel : Duvigneaud 1136, 1227, 1231, 1308.

c. **Strychnos pungens** SOLERED. Arbuste de savane.

Anatomie des rameaux assez voisine de celle des espèces précédentes, mais :

*Moelle* presque entièrement sclérifiée : arcs continus de petites cellules pierreuses sous-tendant les plages de phloème intraxylaire ; vers le centre, gros massifs de grosses cellules pierreuses presque confluent en une masse unique.

*Vaisseaux* groupés en files subradiales ; *parenchyme ligneux* bien développé autour des ilots de phloème intraxylaire.

*Fibres libériennes* bien développées en anneau irrégulier (1-3 assises de cellules isolées) et discontinu.

*Anneau scléreux* cortical continu, de 2 à 4 assises de cellules, à la limite du liber. *Liège* composé de cellules cubiques à contenu brun rouge à membrane transversale adaxiale épaissie.

Matériel : Duvigneaud 32, 1308, 1351, etc...

d. **Strychnos Sapini** DE WILD. Suffrutex à *rameaux enterrés*.

Comme le précédent, mais *parenchyme* cortical très développé avec anneau scléreux décomposé en ilots épars, disposés sur plusieurs cercles plus ou moins concentriques.

Matériel : Duvigneaud 943.

e. **Strychnos innocua** DEL. Arbuste de savanes et forêts claires.

Anatomie des rameaux très proche de celle de l'espèce précédente. La *moelle* est ici aussi presque entièrement sclérifiée ; mais elle ne comporte pas de cellules pierreuses ; elle est formée au centre, d'un sclérenchyme à grandes cellules qui, vers le bord, deviennent plus petites pour former les arcs sous-tendant les plages phloémiques. *Vaisseaux* bien groupés, parfois en files, parfois en ilots. *Parenchyme ligneux* peu important. *Anneau fibreux* plus ou moins bien développé. *Anneau scléreux* cortical bien développé ; des cellules pierreuses isolées ou groupées en ilots, dans le liber et sous le liège, annoncent les futures complications qui affecteront l'anneau scléreux ; avec l'âge, ce dernier se dédouble et s'adjoint en plus un anneau phello-dermique ; on obtient ainsi un système de 4 anneaux mécaniques plus ou moins concentriques, généralement très disloqués (fig. 3). *Liège* composé de cellules incolores aplaties à épaississements tangentiels.

Matériel : Duvigneaud 1241, 1242, 1273, 1343, etc...

L'étude de ces cinq espèces confirme ce que nous avons observé dans la section *Spinosa*: unité anatomique de la section, variations de détails chez les diverses espèces, pour la discrimination desquelles il n'est pas très aisé d'utiliser des caractères tirés de l'anatomie des rameaux. Les espèces de savanes se distinguent par une sclérification presque complète de la moelle et un plus grand développement du liège. *Strychnos pungens* est bien caractérisé par les cellules spéciales à contenu rouge-brun formant le liège.

#### 7. Sect. Mites.

***Strychnos mitis*** S. MOORE (fig. 2, B).

Réduite à l'espèce *S. mitis*, arbre des forêts de montagne, cette section ne se distingue guère de la précédente que par les fruits plus petits, généralement 1-2 spermes. La parenté anatomique est aussi évidente : *phloème interxyloïde* ; moelle sclérifiée ; fibres libériennes peu ou pas développées, mais par contre, anneau scléreux très développé, plus ou moins dédoublé avec l'âge par des massifs plus internes de cellules pierreuses. Voici le détail.

*Moelle* : un peu de parenchyme au bord, cellules pierreuses au centre.

*Liber* : *phloème intraxylaïre* en zone subcontinue irrégulière ; *phloème interxyloïde* en îlots arrondis ; *phloème externe* avec rhomboédres, mais fibres libériennes rarissimes.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* groupés en files plus ou moins radiales ou transversales ; *rayons médullaires* de 1-2 files de cellules d'épaisseur très variable ; *parenchyme ligneux* abondant en zones concentriques (aussi autour des vaisseaux et îlots de phloème).

*Écorce* épaisse ; *anneau scléreux* continu, de 2-4 assises de cellules pierreuses, dans le parenchyme cortical, parfois doublé d'un autre, irrégulier et discontinu, à la limite du liber. « *Liège* » de 2-3 assises de cellules cubiques à membranes complètement épaissies.

Matériel : Duvigneaud 1232, 1238 ; Bredo 1539.

## II.

Un autre groupe de sections part des *Heterophyllae* à pétales relativement peu soudés, étamines insérées dans l'échancrure des lobes, fruits 1-2 spermes, cirrhes géminés.

Par un raccourcissement du tube et des lobes, on passe à des sections à petites fleurs à corolle rotacée :

*Sambae* à inflorescences terminales et cirrhes géminés.

*Breviflorae* à inflorescences terminales et cirrhes simples.

*Micranthae* à inflorescences axillaires et cirrhes simples.

*Ligustroides* à inflorescences terminales et latérales, sans cirrhes.

Nous examinerons successivement ces sections, avec ceux de leurs représentants qu'il nous a été possible d'étudier.

### 8. Sect. **Heterophyllae.**

Ce sont des lianes hétérophylles des « bush » de la côte Est et de la côte Ouest de l'Afrique tropicale, et aussi des forêts ombrophytes.

Pas de liber interxyloïde ; parenchyme ligneux non ou à peine développé ; anneau de fibres libériennes aplaties à la limite extérieure du liber ; un anneau scléreux dans le parenchyme cortical.

Pour le détail, nous comparerons deux plantes aussi éloignées que possible, tant écologiquement que géographiquement : *S. Guerkeana*, liane des bush xérophytiques de la côte de Zanzibar ; *S. ngouniensis*, liane des forêts ombrophytes du Mayombe.

#### 1. **rychnos ngouniensis** PELLEGRIN.

*Moelle* en grande partie sclérifiée en massifs de sclérenchyme régulièrement disposés : flots centraux et arcs sous-tendant les plages de liber intraxylaïde ; cellules à lumière très réduite ; pas de cellules pierreuses.

*Liber* : *phloème intraxylaïde* en plages arrondies isolées ; *phloème externe* étroit, limité extérieurement par un anneau de fibres libériennes très aplaties.

*Bois* compact et serré ; *fibres* très épaissies ; *vaisseaux* isolés très dispersés ; *rayons médullaires* à 1 file de cellules, d'épaisseur variable ; pas de parenchyme ligneux.

*Écorce* assez mince ; *anneau scléreux* continu de 1-2 assises de cellules pierreuses presque sous l'épiderme.

Matériel : Le Testu 2251, Vermoesen 1746.

#### b. **Strychnos Guerkeana** GILG.

Anatomie des rameaux fort voisine de celle de l'espèce précédente, mais :

*Moelle* non sclérifiée, très riche en rhomboèdres et gros cristaux polyédriques surtout au voisinage des plages de *phloème intraxylaïde* dont la forme est très irrégulière.

*Fibres libériennes* peu aplaties ; *liber* très riche en rhomboèdres.

*Parenchyme ligneux* faiblement développé au voisinage des vaisseaux.

Matériel : Sacleux 687.

Voilà donc deux plantes très différentes d'aspect, très différentes aussi aux points de vue phytogéographique et écologique, mais qu'on peut rapprocher parce qu'elles ont la même organisation florale, et chez lesquelles on ne trouve pas de différence notable dans l'anatomie des rameaux ; nouvelle preuve de la constance des caractères anatomiques au niveau Section, pour autant qu'il s'agisse d'une section naturelle.



9. Sect. **Breviflorae.**

Une seule espèce africaine, **S. Afzelii** GILG, dont l'anatomie des rameaux ne semble différer en rien de celle de la section *Heterophyllae*: pas de liber interxyloïde, bois compact à parenchyme ligneux très peu développé et rayons médullaires à 1 file de cellules, un anneau de fibres libériennes aplaties et un anneau cortical de cellules pierreuses.

Le matériel dont nous avons pu disposer est insuffisant pour que nous puissions nous prononcer en toute connaissance de cause. La question est à revoir, surtout que la section comporte plus de 20 espèces américaines, la plupart munies, semble-t-il, de liber interxyloïde.

10. Sect. **Sambae** (fig. 2 C).

Ce sont de grandes lianes des forêts ombrophyles, dont nous n'avons pu étudier que l'espèce *S. Samba*.

A noter comme principale caractéristique, que nous voyons apparaître pour la première fois depuis le début de notre exposé, un *anneau scléreux libérien* remplaçant l'anneau cortical réduit à quelques rares îlots de cellules pierreuses; bien que la position de l'anneau scléreux ne soit pas toujours aisée à fixer, on y est aidé dans ce cas par la position de l'anneau de fibres libériennes, qui se trouve à l'*extérieur* de l'anneau scléreux. D'une manière globale, on peut donc utiliser comme critère systématique la position relative des deux anneaux.

**Strychnos Samba** DUVIGN. (fig. 2 C).

*Moelle* parenchymateuse, se sclérifiant vers la périphérie dans la zone entourant les plages de liber.

*Liber*: *phloème intraxylaïque* en plages arrondies dispersées; *phloème interxyloïde* en îlots dispersés; *phloème externe* contenant près de sa périphérie un anneau scléreux continu de cellules pierreuses (1-2 assises de cellules) enveloppé extérieurement par un *anneau de fibres* très aplaties et déformées; cet anneau est parfois large et continu, parfois étroit et discontinu, évanescent chez les rameaux plus âgés.

*Bois* très compact; *fibres*; *vaisseaux* isolés ou groupés irrégulièrement par quelques-uns, peu nombreux; *rayons médullaires* à 1, rarement 2 files de cellules; *parenchyme ligneux* non développé, ou réduit à quelques travées transversales très dispersées.

*Écorce*: *parenchyme cortical* bien développé, avec parfois çà et là des îlots de cellules pierreuses; *épiderme* normal; *liège* composé de cellules quadratiques aplaties à membranes minces.

Matériel: Duvigneaud 810, 831, 1043, 1033.

11. Sect. **Micranthae.**

Section paraissant très hétérogène, groupant les espèces à inflorescences axillaires,

petites fleurs à corolle rotacée à étamines insérées dans l'échancrure des lobes' fruits 1-2-spermes, cirrhes simples. Nous l'avons décomposée en 3 séries : *Malacocladae*, *Icajae* et *Acrotrichae*.

L'examen anatomique montre que les 3 séries, donc la section, sont caractérisées par la présence de *liber interxyloïde*. Mais les *Malacocladae* sont nettement distinctes des *Icajae* et *Acrotrichae* en ce qui concerne la position respective de l'anneau scléreux et de l'anneau de fibres.

Les *Icajae* et les *Acrotrichae* ont une anatomie de rameaux pratiquement superposable à celle de *S. Samba* : anneau scléreux près de la limite extérieure du liber, entouré par l'anneau de fibres.

Les *Malacocladae* ont la structure plus commune de la plupart des sections envisagées jusqu'ici : anneau fibreux à la limite extérieure du liber, entouré par l'anneau scléreux qui se trouve dans le parenchyme cortical.

Ainsi, un classement simplement anatomique amènerait un autre groupement des taxa que celui que nous avons établi en nous basant sur la morphologie : on aurait d'une part un groupe rassemblant les *Sambae*, *Icajae* et *Acrotrichae*, d'autre part les *Malacocladae* nettement distinctes.

Voici le détail des espèces étudiées :

#### A. Ser. *Malacocladae* (fig. 4 A).

##### *Strychnos angolensis* GILG (fig. 4 A).

*Moelle* parenchymateuse, jaunâtre, pouvant se sclérifier au centre, ou au voisinage des plages de liber interne (cellules pierreuses).

*Liber* : *phloème intraxylem* en plages irrégulières évanescents ; *phloème interxyloïde* en îlots assez dispersés ; *phloème externe* mince, bordé extérieurement par un anneau continu ou subcontinu d'une assise de *fibres libériennes* aplaties.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* épars ou irrégulièrement groupés, peu nombreux ; *rayons médullaires* à 1-2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* assez bien développé autour des vaisseaux et îlots de liber.

*Écorce* mince, en grande partie occupée par un anneau scléreux continu de 2-3 assises de cellules pierreuses ; *épiderme* normal.

Matériel : Duvigneaud 994, 1200, 1349.

#### B. Ser. *Icajae* (fig. 4 B).

##### *Strychnos Icaja* BAILL. (fig. 4 B).

*Moelle* très hétérogène ; on observe, du centre vers la périphérie, une masse centrale de sclérenchyme à grandes cellules, puis une zone de parenchyme à *oursins* d'oxalate, puis une zone continue d'arcs de sclérenchyme à petites cellules entourant les plages de liber interne.

*Liber*: *phloème intraxylaire* en plages irrégulières ; *phloème interxylaire* en îlots grands (200 à 300  $\mu$ ) allongés transversalement et disposés en cercles concentriques ; *phloème externe* contenant près de sa périphérie un anneau scléreux continu de cellules pierreuses (2-3 assises de cellules) enveloppé par l'anneau discontinu à 1 assise de fibres libériennes peu aplaties.

*Bois*: *fibres* ; *vaisseaux* groupés en petites files radiales ou subtransversales ; *rayons médullaires* à 2 files de cellules encadrant de 3 à 6 rayons à 1 seule file ; *parenchyme ligneux* peu développé : quelques cellules autour des vaisseaux et îlots de liber, quelques traînées transversales.

*Écorce*: *parenchyme cortical* bien développé avec cellules à *oursins* d'oxalate de Ca ; *épiderme* normal.

Matériel : Duvigneaud 792, 805, 877, 900.

### C. Ser. *Acrotrichae*.

#### *Strychnos Malchairi* DE WILD.

*Moelle* très hétérogène : au centre, un massif de cellules pierreuses, puis du parenchyme vers l'extérieur ; au contact des plages de liber interne, arcs étroits, orangés, de cellules très aplaties, très déformées, pratiquement réduites à leurs membranes très épaissies (tissu libérien ?).

*Liber*: *phloème intraxylaire* en plages arrondies sous-tendues par les arcs de cellules spéciales décrites ci-dessus ; *phloème interxylaire* en îlots irrégulièrement disposés ; *phloème externe* limité extérieurement par un anneau scléreux continu de cellules pierreuses ; *anneau fibreux* non ou peu apparent, s'ébauchant à l'extérieur de l'anneau scléreux.

*Bois* compact : *fibres* ; *vaisseaux* d'abord peu nombreux et groupés en files radiales, ceux des couches externes grands, nombreux et groupés irrégulièrement ; *rayons médullaires* minces, de 1, très rarement 2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* très peu développé, limité à quelques cellules entourant les vaisseaux et îlots de liber.

*Écorce*: *parenchyme cortical* bien développé ; « liège » de 2-3 assises de cellules cubiques à membranes épaissies.

Matériel : Duvigneaud 318, 914 ; Vermoesen 1499.

### 12. Sect. *Ligustroides*.

Cette section est morphologiquement fort voisine de la précédente, et ce sont des considérations phytogéographiques et écologiques qui nous ont amenés à l'en séparer. Il s'agit ici d'arbustes xérophytiques ligustriformes à belles feuilles vertes persistantes, qui caractérisent les bush xérophytiques situés tant à l'Est qu'à l'Ouest en Afrique tropicale.

L'anatomie des rameaux fournit des caractères différentiels bien plus substantiels

que ceux que l'on peut tirer d'un examen morphologique ; elle montre que c'est à juste titre qu'il faut considérer les *Ligustroides* comme un taxon autonome.

Les caractères anatomiques les plus nets en sont : absence de liber interxyloïde et disparition quasi totale de l'anneau scléreux cortical qui est remplacé par un *anneau scléreux phellodermique* situé sous l'épiderme.

### **Strychnos Holstii** GILG.

*Moelle* réduite, parenchymateuse avec au centre de grands îlots contigus de cellules pierreuses.

*Liber* : *phloème intraxylaïde* en zone continue limitée vers le parenchyme par des arcs de cellules aplaties, déformées, à membranes épaisses ; nombreux rhomboédres ; pas de *phloème interxyloïde* ; *phloème externe* bien développé avec rhomboédres et limité extérieurement par un anneau discontinu de fibres libériennes peu aplaties.

*Bois* compact ; *fibres* ; *vaisseaux* petits et nombreux, isolés, mais plus ou moins disposés en cercles concentriques ; *rayons médullaires* à 1, très rarement 2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* réduit à quelques cellules autour des vaisseaux.

*Écorce* : parenchyme cortical bien développé ; *anneau scléreux* réduit à des îlots très dispersés de cellules pierreuses ; par contre, *anneau scléreux phellodermique* compact et continu, composé de 2-3 assises de cellules pierreuses quadratiques ; *liège* à cellules quadratiques à membranes minces ; *épiderme* à membranes extérieures très épaissies.

Matériel : Duvigneaud 421, 1117.

## III

Des « *Heterophyllae* », on passe, par allongement du tube et raccourcissement des lobes, à des espèces à fleurs à corolle campanuliforme ou hypocratériforme à étamines exsertes insérées dans les échancrures des lobes. Les fruits sont 1-2-spermes.

À côté de petites sections de position douteuse, comme les *Syringiflorae* ou les *Heterodoxae*, on en trouve encore trois autres que nous avons classées de la façon suivante :

*Booneae* : inflorescences terminales et cirrhes simples.

*Floribundae* : inflorescences axillaires extrêmement grêles, cirrhes simples.

*Dolichanthae* : inflorescences axillaires très grêles, tube de la corolle long et mince, cirrhes géminés quand ils existent. Ces sections correspondent à notre avis au plus haut degré d'évolution chez les *Strychnos* africains. Il est intéressant de noter que toutes les espèces que nous avons pu examiner et qui appartiennent à ces trois sections possèdent un *anneau scléreux libérien*, enveloppé extérieurement d'un anneau discontinu de fibres. C'est un important indice supplémentaire de l'étroite parenté unissant ces sections.

D'ailleurs, toutes les espèces de ces sections ont leurs rameaux construits à peu

près sur le même gabarit, ne différant souvent que par des caractères secondaires comme l'abondance du parenchyme ligneux, ou le degré de sclérification des tissus de la moelle.

Cependant, deux espèces : *S. Boonei* et *S. Dale* forment dans leurs rameaux du phloème interxyloïde, alors que les autres n'en forment pas. La question est à revoir de plus près.

Voici le détail de nos observations pour les diverses sections.

### 13. Sect. **Booneae.**

Section réduite à une seule espèce, *S. Boonei*.

Bien caractérisée : *phloème interxyloïde*, *anneau scléreux libérien*.

#### **Strychnos Boonei** DE WILD.

*Moelle* hétérogène : cellules pierreuses au centre, puis parenchyme, puis sclérenchyme autour des plages de liber interne.

*Liber* : *phloème intraxylem* en plages irrégulières ; *phloème interxyloïde* en îlots grands, allongés transversalement et plus ou moins disposés en cercles ; *phloème externe* contenant près de sa périphérie un *anneau scléreux* continu de cellules pierreuses de 1-2 assises d'épaisseur qu'enveloppe un anneau subcontinu de *fibres* larges et peu aplaties.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* isolés ou groupés par 2-3, irrégulièrement distribués ; *rayons médullaires* à 1-2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* réduit à quelques cellules entourant les vaisseaux et les îlots de liber.

*Écorce* : *parenchyme cortical* étroit ; *épiderme* normal.

Matériel : De Giorgi 874.

### 14. Sect. **Floribundae.**

*Anneau scléreux libérien* ; *phloème interxyloïde* rare.

Morphologiquement hétérogène. Nous l'avons divisée en deux séries : *Eufloribundae* et *Littorales*, qui se distinguent difficilement.

Nous avons pu étudier deux espèces de chacune des séries, et l'hétérogénéité de la section apparaît aussi sur le plan anatomique :

*S. Dale*, la principale espèce des *Eufloribundae*, présente du *phloème interxyloïde* ; *S. micans*, de la même série, n'en présente pas.

Les deux espèces de la série *Littorales* ont à peu près la même anatomie et sont dépourvues de *phloème interxyloïde*.

Pour rendre plus d'homogénéité aux séries, il conviendrait peut-être de faire passer *S. micans* dans les *Littorales*.



A. Ser. **Eufloribundae.**

**Strychnos Dale** DE WILD.

*Moelle* hétérogène : cellules pierreuses au centre, avec quelques traces de parenchyme ; sclérenchyme de cellules plus petites autour des plages de liber interne.

*Liber* : *phloème intraxylaïre* en plages arrondies ; *phloème interxylaïre* en flots grands, allongés transversalement, et plus ou moins disposés en cercle ; *phloème externe* contenant, près de sa périphérie, un *anneau scléreux* continu de cellules pierreuses de 1-4 assises d'épaisseur, qu'enveloppe un anneau discontinu et pas toujours très apparent de *fibres* aplaties contre les cellules scléreuses les plus externes.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* isolés ou un peu groupés en files radiales ; *rayons médullaires* d'épaisseur variable à 1-2 files de cellules ; *parenchyme ligneux* réduit à des cellules entourant les vaisseaux et les flots de liber.

*Écorce* : *parenchyme cortical* bien développé, collenchymateux ; *épiderme* normal.

Matériel : Le Testu 9301, 9495.

**Strychnos micans** S. MOORE.

Anatomie des rameaux assez semblable à celle de l'espèce précédente : même moelle, même disposition des anneaux mécaniques du *phloème externe* (fibres appliquées sur les cellules pierreuses les plus externes de l'anneau scléreux ici plus nombreuses et plus apparentes), mais :

pas de *phloème interxylaïre*,

*phloème intraxylaïre* en zone irrégulière subcontinue,

*parenchyme ligneux* développé en zones concentriques englobant la plupart des vaisseaux.

Matériel : Duvigneaud 1397.

B. Ser. **Littorales.**

a. **Strychnos ndengensis** PELLEGR.

Est à peine différent, au point de vue de l'anatomie des rameaux, de **S. micans**.

*Moelle* hétérogène : cellules pierreuses au centre, un peu de parenchyme, large sclérenchyme dont les arcs externes sous-tendent les plages arrondies de liber interne.

*Liber* : *phloème intraxylaïre* (voir ci-dessus) ; pas de *phloème interxylaïre* ; *phloème externe* avec, près de la périphérie, un gros *anneau scléreux* continu de cellules pierreuses ; *fibres* isolées (anneau très discontinu) à l'extérieur de l'anneau scléreux.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* isolés, réunis en zones concentriques par des travées transversales de *parenchyme ligneux* ; *rayons médullaires*, de 1-4 files de cellules d'épaisseur.

*Écorce* : *parenchyme cortical* bien développé, limité extérieurement par un *anneau scléreux phellodermique* de 1-2 assises de cellules pierreuses quadratiques ; *liège* composé de cellules aplaties à membranes minces.

Matériel : Le Testu 1752.

**b. *Strychnos littoralis* A. CHEVAL.**

Anatomie des rameaux très voisine de celle de l'espèce précédente. Les seules différences sont les suivantes :

*Moelle* peu développée, purement parenchymateuse, les rameaux étant creux à cavité bien limitée.

*Parenchyme ligneux* réduit à des cellules enveloppant les vaisseaux.

*Pas d'anneau scléreux* phellodermique ; *épiderme* normal.

Matériel : Chevalier 4135.

**15. Sect. *Dolichanthae*. (fig. 4 C).**

*Anneau scléreux libérien* enveloppé *extérieurement* par l'anneau de fibres ; pas de phloème interxyloaire.

Au point de vue de l'anatomie des rameaux, cette section est parfaitement homogène, et il est remarquable d'observer, à ce point de vue, une parfaite similitude entre *S. Gossweileri*, liane des bush côtiers de l'Angola et du Bas-Congo, et *S. luteocostata*, arbuste des forêts claires de l'Est du domaine zambézien.

Mais cette similitude est aussi presque parfaite avec les espèces de la série *Littorales* de la section précédente ; nous avons déjà remarqué que cette série fait la transition entre les deux sections ; ne convient-il pas dès lors de réunir ces deux sections en une seule ? Des recherches ultérieures permettront de trancher ce délicat problème.

Voici le détail de nos observations.

**a. *Strychnos Gossweileri* EXELL. Liane des savanes de l'Ouest (fig. 4 C).**  
Anatomie des rameaux très semblable à celle de *S. ndengensis* et *littoralis*.

*Moelle* évanescence (axe creux) hétérogène : îlots de cellules pierreuses dans du parenchyme ; îlots de sclérénchyme compact, jaunâtre, bordant vers l'intérieur l'anneau de liber interne.

*Liber* : *phloème intraxylaire* en anneau subcontinu (plages oblongues jointives) ; pas de phloème interxyloaire ; *phloème externe* avec, près de la périphérie, un *anneau scléreux* continu de 2-3 assises de cellules pierreuses ; *fibres* en anneau discontinu à l'extérieur de l'anneau scléreux.

*Bois* : *fibres* ; *vaisseaux* grands, généralement groupés par 3-4 en files souvent radiaires ; *parenchyme ligneux* réduit à des cellules entourant les vaisseaux ; *rayons médullaires* de 2-3 files de cellules encadrant des groupes de 3 à 8 rayons à 1 file de cellules.

*Écorce* : *parenchyme cortical* bien développé ; *épiderme* normal.

Matériel : Duvigneaud 412, Dacremont 194.

**b. *Strychnos luteocostata* DUVIGN.** Arbuste des forêts claires de l'Est.

Anatomie des rameaux quasi identique à celle de l'espèce précédente. *Moelle* très réduite ; *vaisseaux* réunis en zones subconcentriques par des travées transversales minces de *parenchyme ligneux* ; *liège* composé de cellules quadratiques à membranes non épaissies.

Matériel : Duvigneaud 1480.

**c. *Strychnos caespitosa* GOOD.**

Très apparenté à l'espèce précédente, c'est un suffrutex rhizomateux des steppes de l'Angola ; ses rameaux aériens sont détruits chaque année par la sécheresse et par le feu ; ils n'arrivent pas à un âge où tous les tissus puissent être normalement développés. Néanmoins, la structure des rameaux jeunes indique la parenté avec l'espèce précédente : seul, l'anneau scléreux libérien manque.

Matériel : Gossweiler 5810.

### 3. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

1. Le présent travail est une étude préliminaire faite en vue d'établir des relations possibles entre l'anatomie et la systématique des *Strychnos* africains. En particulier, nous voulions confirmer ou infirmer, par des arguments d'ordre anatomique, le groupement systématique en sections et séries proposé récemment par l'un de nous (DUVIGNEAUD 1952) et spécialement basé sur la morphologie des fleurs. Nous nous sommes adressés à l'anatomie des rameaux, parce que c'était la seule pour laquelle nous disposions d'un matériel suffisant : une centaine de spécimens appartenant à une trentaine d'espèces différentes.

Notre étude confirme d'une manière assez générale le système de DUVIGNEAUD (1952). Elle fait apparaître les points suivants.

2. Les caractères les plus importants au point de vue systématique sont : la présence ou l'absence de *phloème interxyloïde* ; la position de l'*anneau scléreux*, soit dans le liber à la limite extérieure de celui-ci, soit dans le parenchyme cortical ; ce qui, en pratique, se résout souvent par la position respective de l'*anneau scléreux* et de l'*anneau de fibres* qui semble marquer le contact du liber avec le parenchyme cortical (voir SOLEREDER 1899, p. 616).

Ces caractères sont généralement des caractères de groupes : d'une manière très générale, nous les avons trouvés constants dans une section ou série déterminée. Remarquons que ces caractères doivent être conçus dans un sens dynamique : les anneaux mécaniques peuvent être continus ou discontinus, ou même se décomposer en îlots isolés de cellules pierreuses, suivant l'âge ou la variation individuelle.

a) Sections où le **phloème interxylaire manque** dans les rameaux jeunes :

*Spinosae*  
*Penicillatae*  
*Heterophyllae*  
*Ligustroides*  
*Floribundae* (sauf *S. Dale*)  
*Dolichanthae*

b) Sections où l'**anneau scléreux** se développe **dans le parenchyme cortical**, à l'extérieur de l'anneau de fibres lorsque celui-ci est présent :

*Spinosae*  
*Phaeotrichae*  
*Variabiles*  
*Penicillatae*  
*Densiflorae*  
*Mites*  
*Heterophyllae*  
*Micranthae* ser. *Malacocladae*.

C'est-à-dire la plupart des sections considérées comme primitives dans le système de DUVIGNEAUD 1952.

c) Sections où l'**anneau scléreux** se développe **dans le liber**, à la périphérie de celui-ci, mais à l'intérieur de l'anneau de fibres :

*Sambae*  
*Micranthae* ser. *Icajae* et ser. *Acrotrichae*.  
*Booneae*  
*Floribundae*  
*Dolichanthae*

C'est-à-dire les sections considérées comme évoluées dans le système de DUVIGNEAUD 1952.

d) Dans la sect. *Aculeatae*, l'**anneau ne se forme pas**, mais on trouve parfois quelques îlots de cellules pierreuses dans le parenchyme cortical.

e) Remarquons encore que chez certaines espèces, spécialement dans les rameaux âgés, la décomposition de l'anneau scléreux peut amener la formation d'îlots de cellules pierreuses de localisation irrégulière et incertaine, ou même l'apparition de plusieurs anneaux concentriques plus ou moins discontinus.

3. Quelques autres caractères, sans avoir la valeur diagnostique des précédents, nous semblent cependant très importants.

a. Présence d'un **anneau scléreux** supplémentaire d'origine **phellodermique**, sous le liège ou l'épiderme.

Caractérise les sections *Spinosae*

*Ligustroides*

mais se retrouve dans l'espèce *S. ndengensis* (Floribundae), et probablement aussi, avec l'âge, chez *S. innocua*.

#### b. Nature des cellules composant le liège.

Remarquons tout d'abord que chez les *Strychnos* d'Afrique, les membranes des cellules du liège présentent, qu'elles soient minces ou épaisses, une forte réaction rouge avec la phloroglucine, ce qui semble indiquer une lignification poussée. Voici une liste non limitative des principaux types de liège :

1) Liège composé de cellules isodiamétriques à membranes minces :

sect. *Spinosae*

*Ligustroides*

*Dolichanthae*

2) Liège composé de cellules aplaties à épaississements tangentiels :

sect. *Innocuae*

*Variabiles*.

Chez les *Innocuae*, *S. pungens* a un liège d'un type particulier qui fait reconnaître l'espèce dès l'abord : l'épaississement tangentiel n'affecte que la partie adaxiale de la membrane ; le contenu des cellules est rouge.

3) Liège composé de cellules cubiques très sclérifiées à lumen réduit à un point ou un trait.

Sect. : *Phaeotrichae*

*Mites*

*Micranthae* ser. *Acrotrichae*.

#### c. Épiderme à cellules cubiques sclérifiées :

Sect. *Aculeatae*.

#### d. Pourcentage de parenchyme dans la masse du bois.

N'est pas toujours une caractéristique de groupe, mais semble être dans certains cas une caractéristique d'espèce. L'abondance du parenchyme dans le bois se marque par l'extension de deux tissus distincts : les *rayons médullaires* et le *parenchyme li-*



*gneux*. Ce dernier, qui est souvent réduit à une pellicule discontinue de cellules de parenchyme autour des vaisseaux, et autour des îlots de phloème interxylaire quand ils existent, prend chez certaines espèces un développement considérable, formant des plages plus ou moins larges, souvent transversales, et incluant un grand nombre de vaisseaux et alternant avec des bandes de fibres. Voici les données que nous avons pu recueillir sur cette question :

A. 1) fréquence de rayons médullaires à 3-4 assises de cellules chez les rameaux jeunes :

sect. *Spinosae*

*Floribundae* subs. *Littorales*.

2) presque uniquement des rayons médullaires à 1 file de cellules :

sect. *Mites*

*Densiflorae*

*Heterophyllae*

*Sambae*

*Ligustroides*

*Booneae*

*Aculeatae*

*Strychnos angolensis*, *Malchairi* et *Dale*.

B. 1) parenchyme ligneux en plages développées :

sect. *Spinosae*

*Phaeotrichae*

*Variabiles*

*Mites*

*Strychnos pungens*, *micans*.

2) parenchyme ligneux à peine développé :

sect. *Penicillatae*

*Densiflorae* sauf *S. pungens*

*Sambae*

*Micranthae* ser. *Acrotrichae*

*Ligustroides*

*Strychnos Dale*, *Gossweileri*.

3) parenchyme ligneux non développé :

sect. *Aculeatae*

*Heterophyllae*.

Ainsi, on voit que, par exemple, les *Spinosae* ont un bois très tendre, et les *Aculeatae* un bois très dur.

4. D'autres caractères, comme l'orientation et le groupement des vaisseaux et des filots de phloème interxylaire dans le bois, la continuité ou la discontinuité du liber interne, le degré et la nature de la sclérification de la moelle, ont probablement aussi une valeur diagnostique, mais celle-ci est souvent difficile à établir faute d'un matériel suffisant, les caractères en question se modifiant avec l'âge et le milieu.

Certains de ces caractères nous ont cependant frappés, comme la distribution régulière dans toute la masse du bois de vaisseaux isolés ou groupés par 2-3 chez les *Spinosaes*, comme aussi la disposition en files radiales de ces vaisseaux chez les *Phaeotrichae* (fig. 1 A).

5. Compte tenu de l'action de l'âge et du milieu, les caractères anatomiques qualitatifs, le mode de répartition des divers tissus, sont généralement constants chez les diverses espèces qui forment un groupe taxonomique naturel. Nous avons pu mettre la chose en évidence chez des sections dont le caractère naturel est évident, comme par exemple les *Spinosaes*, les *Densiflorae* et les *Heterophyllae*, sections qui possèdent de nombreuses espèces tant dans les forêts ombrophytes que dans les savanes ou steppes ou les bush xérophytes, et dont un abondant matériel nous était accessible. Ces caractères anatomiques (surtout, comme nous l'avons vu, la présence ou l'absence de liber interxylaire, et la position respective des anneaux mécaniques pierreux et fibreux) renforcent donc la diagnose des sections naturelles.

Réciproquement, ils permettent de déceler des sections hétérogènes, dont les diverses espèces ont, par convergence, certains caractères morphologiques communs, mais appartiennent à des phylums évolutifs distincts ; par exemple, la section *Micranthae* DUVIGN. est certainement hétérogène, la série *Angolenses* ayant une anatomie des rameaux toute différente des deux autres séries (*Icajae* et *Acrotrichae*) qui composent avec elle cette section (voir fig. 4).

L'étude des caractères anatomiques nous a encore permis de vérifier le bien fondé de la répartition en sections distinctes, d'espèces qui paraissaient cependant très apparentées morphologiquement. L'exemple le plus typique en est la section *Ligustroides*, que l'on ne sépare qu'avec grande peine des *Micranthae*, lorsqu'on se base seulement sur la morphologie des fleurs et des fruits, mais qui s'en distingue des plus nettement lorsqu'on examine l'anatomie des rameaux.

Enfin, les caractères anatomiques peuvent apporter une confirmation de la parenté existant entre certains taxa.: c'est ainsi que la section *Mites* est à peine différente de la section *Densiflorae*, et devrait peut-être y être réunie. De même, le vaste groupe de *Strychnos* à inflorescences très grêles, à tube de la corolle allongé et portant les étamines dans les échancrures des lobes, et que nous avons divisé morphologiquement en 2 sections : *Floribundae* et *Dolichanthae*, fait preuve, en ce qui concerne l'anatomie des rameaux, d'une homogénéité remarquable, surtout en ce qui concerne la position d'un anneau pierreux à l'intérieur de l'anneau de fibres. Aussi, ces sections devront-elles être attentivement réexaminées, lorsqu'un

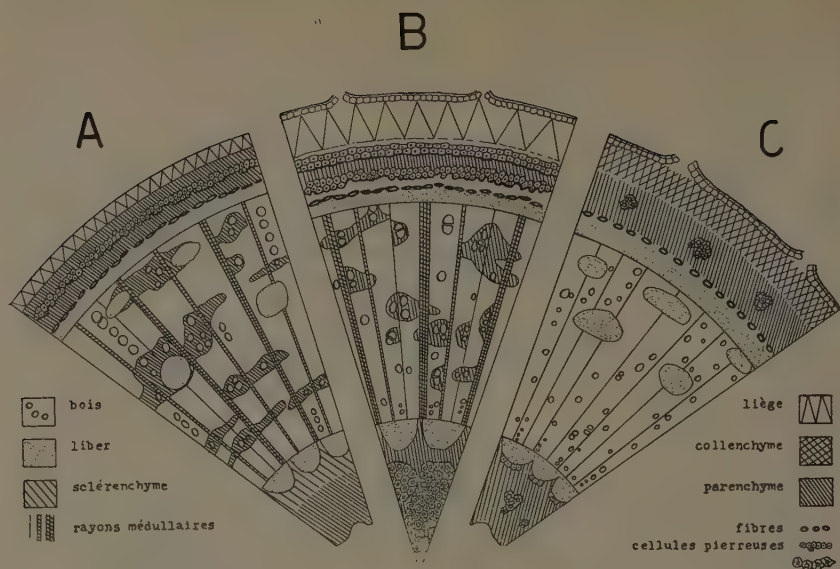


FIG. 1. — Schéma d'une coupe transversale d'un rameau chez :

- A. *Strychnos Thyrsiflora* MILDBR. (x 65).  
 B. *Strychnos cocculoides* BAKER (x 45).  
 C. *Strychnos aculeata* SOLERED. (x 40).

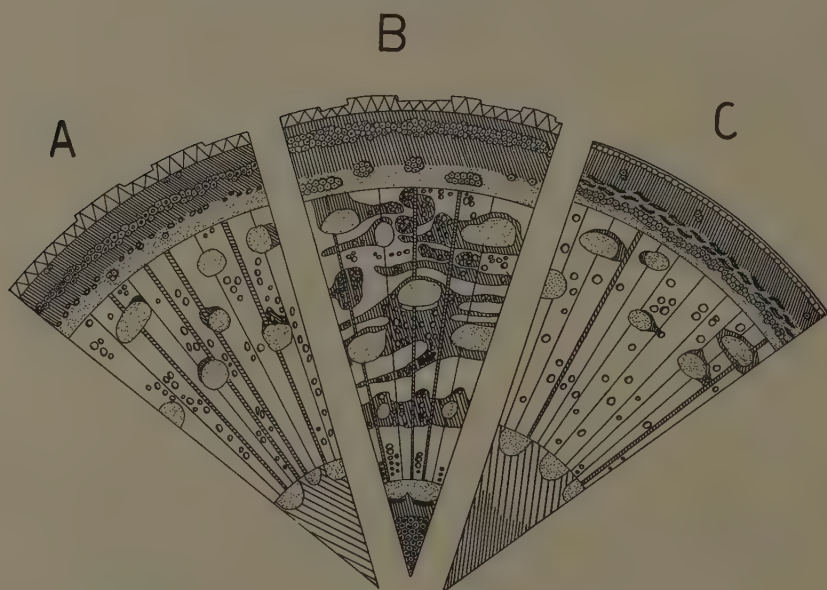


FIG. 2. — Schéma d'une coupe transversale d'un rameau chez :

- A. *Strychnos innocua* DEL. (x 75).  
 B. *Strychnos mitis* S. MOORE (x 45).  
 C. *Strychnos Samba* DUVIGN. (x 45).

En B, rameau déjà âgé avec développement d'îlots de cellules pierreuses dans le liber, et à la limite de celui-ci avec le bois.

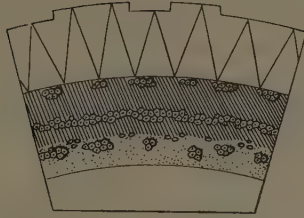


FIG. 3. — Schéma d'une coupe transversale des tissus externes d'un rameau assez âgé de *Strychnos innocua* DEL., montrant la superposition de 4 anneaux mécaniques, dont 3 sont d'ailleurs discontinus.

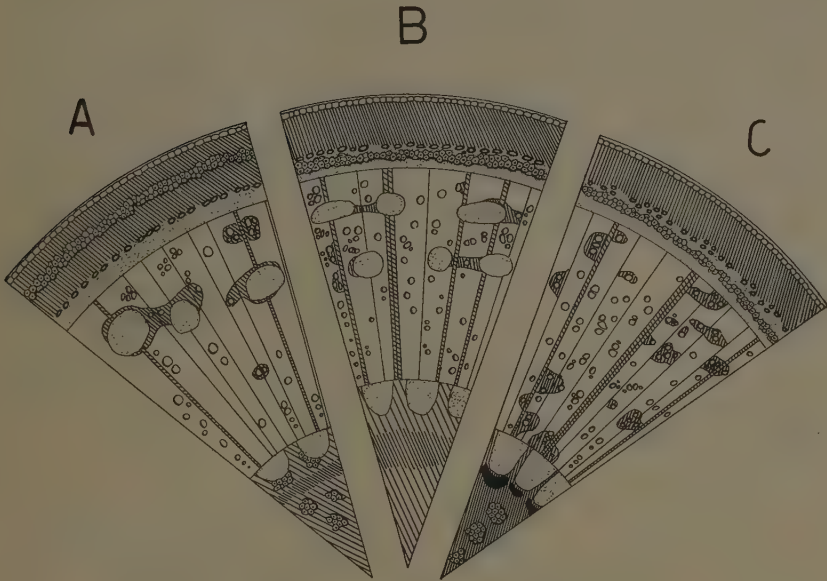


FIG. 4. — Schéma d'une coupe transversale d'un rameau chez :

- A. *Strychnos angolensis* GILG (x 60).
- B. *Strychnos Icaja* BAILL. (x 35).
- C. *Strychnos Gossweileri* EXELL (x 45).

matériel plus important en aura été récolté. La tendance très généralisée des espèces de ces sections vers une réduction à 4 du nombre de pièces du périanthe est partagée par les *Sambae* et *Icajae* à fleurs minuscules à tube très court ; si l'on songe que les espèces de ces deux taxa ont aussi un anneau pierreux à l'intérieur de l'anneau de fibres, on en vient à cette conclusion que la révision projetée pour les *Floribundae* et *Dolichanthae* devra être étendue.

6. Remarquons une fois de plus en terminant que les observations et considérations que nous avons développées ci-dessus ne sont pas nécessairement définitives, puisqu'elles ne correspondent qu'à une série de coups de sonde jetés dans toute une série d'espèces appartenant à la plupart des sections connues du genre *Strychnos* en Afrique ; ces considérations ne sont donc qu'un point de départ, une base pour des observations plus complètes que nous comptons entreprendre un jour avec un matériel plus abondant. Dans l'étude anatomiques des rameaux, nous nous sommes seulement placés à un point de vue statique, considérant uniquement la nature et la position approximative des tissus dans une tige jeune, de 2 à 4 ans d'âge ; cette manière de voir se révèle d'une grande utilité, dans le domaine de la systématique. Mais il est évident que chez des plantes à anatomie aussi compliquée que sont les *Strychnos*, le point de vue définitif doit être le point de vue dynamique : il faudrait étudier pour chaque espèce le passage du tout jeune rameau mince à la grosse tige ligneuse ; avec la complication progressive des anneaux mécaniques, leur éclatement éventuel en îlots distincts, l'apparition du phloème interxyle, qui ne se produit souvent qu'à partir de la deuxième année, mais peut-être aussi (dans les cas où nous n'en avons pas observé dans les rameaux) beaucoup plus tard, la sclérification ou la disparition de la moelle, l'élargissement des rayons médullaires, le développement du liège, etc... Il faudrait aussi étudier pour chaque espèce l'action quantitative du milieu, par exemple sur le développement des vaisseaux, des parenchymes ou au contraire des sclérenchymes.

Nous n'avons donc fait qu'effleurer le problème, mais nous pensons néanmoins avoir apporté une contribution utile à la connaissance systématique d'un genre africain très remarquable par son polymorphisme.

Université de Bruxelles.  
Laboratoire de Botanique systématique  
et de Phytogéographie.

---



## BIBLIOGRAPHIE

- BEILLE L. — Précis de Botanique pharmaceutique, T 2, 2. Paris 1935.
- CHALK L. and CHATTAWAY M. M. — Identification of woods with included phloem. *Trop. woods* 50, 1937, 1-31.
- COCKRELL R. A. — A comparative study of the wood structure of several south american species of *Strychnos*. *Amer. Journ. Bot.*, 28, 1 (1941), 32-41.
- COCKRELL R. A. and MONACHINO J. — Supplementary notes on Cockrell's study of the wood structure of *Strychnos*. *Amer. Journ. Bot.*, 34, 1 (1947), 44.
- DUVIGNEAUD P. — Voyage botanique au Congo belge à travers le Bas-Congo, le Kwango, le Kasai et le Katanga, de Banane à Kasenga. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 81 (1949), 15-33.
- DUVIGNEAUD P. et STAQUET J. — Un *Strychnos* nouveau des galeries forestières du Katanga et de la Rhodésie du Nord. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 84 (1951), 69-72.
- DUVIGNEAUD P. — Aperçu des sections africaines du genre *Strychnos*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 85 (1952), 9-37.
- HERAIL J. — Notes sur l'anatomie de la tige de *Strychnos*. *Bull. Soc. Bot. France* (1885), 92-95.
- METCALFE C. R. and CHALK L. — Anatomy of the Dicotyledons. Oxford 1950.
- SCOTT D. H. and BREBNER G. — On the anatomy and histogeny of *Strychnos*. *Ann. Bot.* 3 (1889), 275-304.
- SOLEREDER H. — Loganiaceae, apud ENGLER et PRANTL, *Naturl. Pflanzenfam.* 4, Abt. 2 (1895), 19-150.
- SOLEREDER H. — Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.
-



# NOTE SUR LA DISTRIBUTION AU CONGO BELGE DU GENRE *DANTHONIOPSIS*

par A. KIWAK et P. DUVIGNEAUD.

(Résultats botaniques de la mission organisées en 1948 par le centre colonial de Documentation et de Coordination des Recherches chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. Communication n° 23) (\*).

1. Selon HUBBARD (2), le genre *Danthoniopsis* se distingue des autres Arundinellae, comme par exemple *Tristachya*, *Loudetia*, *Trichopteryx* avec lesquels on le confond souvent, par un anneau transversal continu ou discontinu de longs poils blancs situé vers le milieu de la glumelle inférieure de la fleur fertile, comme chez les *Danthonia* (Aveneae), d'où son nom. Tout récemment, JACQUES-FÉLIX (3) a élargi le sens du genre *Danthoniopsis* en y ajoutant la section Dilophotriche du genre *Tristachya*, représentée par quelques espèces soudanaises localisées pour la plupart en Guinée française, Sénégal et Sierra Leone.

L'aire africaine du genre *Danthoniopsis* au sens strict est morcelée en trois fragments très disjoints (fig. 1) : une espèce (*D. Chevalieri* A. CAMUS et C. E. HUBBARD) est localisée en Guinée française, principalement dans la région du Fouta Djallon ; une autre (*D. barbata* C. E. HUBBARD) est répandue dans le S. E. de l'Afrique du Nord (S. E. de l'Égypte, Soudan anglo-égyptien, Érytrée) et s'étend en Asie Mineure dans le Yémen ; enfin toutes les autres espèces occupent une aire qui couvre le Congo méridional, l'Angola, le Nord du S.-O. africain, la Rhodésie du Nord et la Rhodésie du Sud. L'adjonction des Dilophotriche ne change rien à ce schéma général de distribution mais renforce les deux fragments d'aire au Nord de l'équateur.

2. Au Congo belge, la situation du genre *Danthoniopsis* est peu claire. Deux spécimens seulement y ont été signalés à ce jour ; le premier est *D. wasaënsis* C. E. HUBBARD,

---

(\*) Étude effectuée avec l'aide d'un subside de l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique centrale (I.R.S.A.C.), qui a permis à un de ses auteurs de séjourner quelque temps au British Museum.

récolté dans le Bas-Kwango, entre Wasa et Gana, en lisière de la forêt sur sol sableux ; il y est considéré comme rare par VANDERYST ; l'autre a été récolté dans la région d'Élisabethville et décrit par CHIOVENDA sous le nom de *D. Gossweileri* var. *catangensis* (\*).

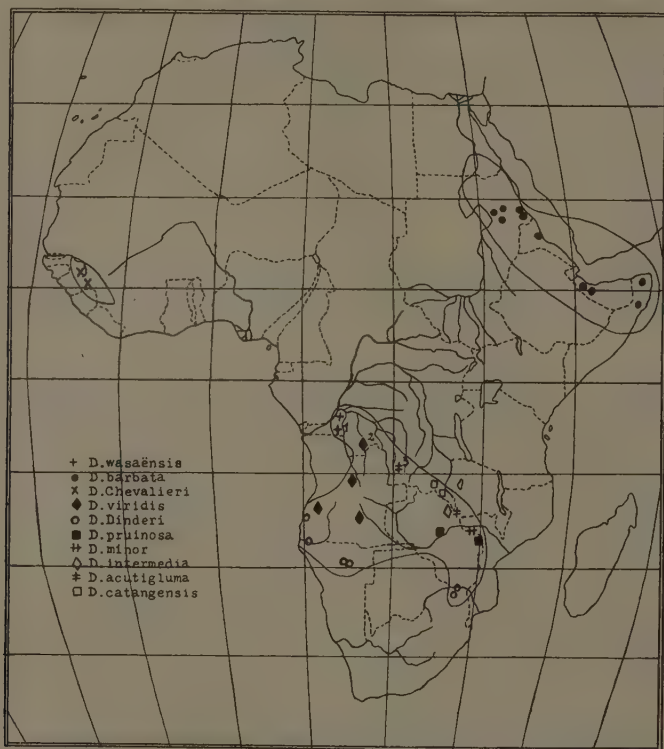


FIG. 1. — Distribution géographique du genre *Danthoniopsis* (selon HUBBARD, Fl., Trop., Afr. X, 1).

3. L'un de nous (P. DUVIGNEAUD) a récolté au Congo plusieurs exemplaires de *Danthoniopsis*, dont certains détails sont représentés à la figure 2.

(\*) Le spécimen BEQUAERT n° 404 de l'Herbarium du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles, déterminé comme étant *Danthoniopsis Gossweileri* STAPF, correspond bien à la variété *catangensis* signalée plus haut. D'après HUBBARD, il pourrait s'agir là d'une espèce distincte différant de *D. viridis* C. E. HUBBARD (synonyme : *D. Gossweileri*) par la base glabre, les feuilles inférieures glabres et surtout par la présence de poils tuberculés sur la glume inférieure. La glume inférieure au lieu d'être obtuse ou subaiguë présente un prolongement conique ou même caudé à extrémité obtuse, de même forme que celui de la glume inférieure mais moins long.

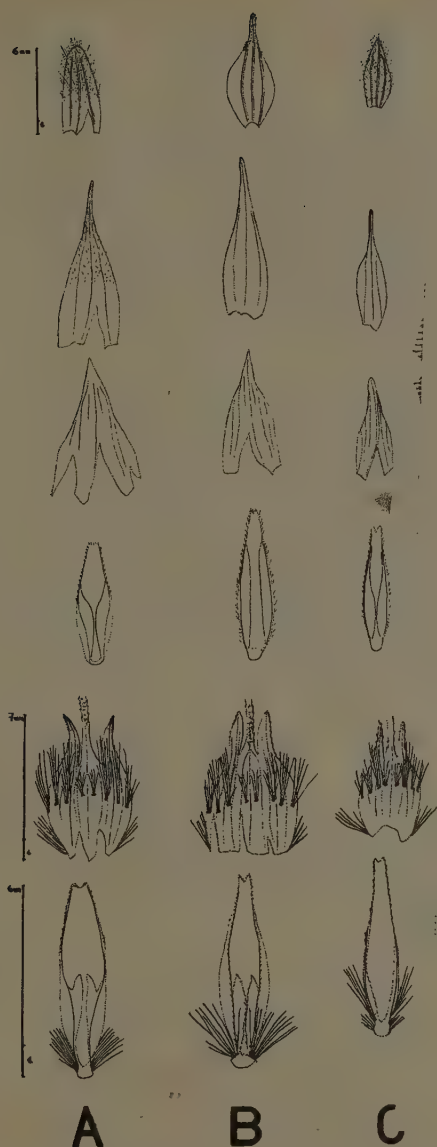


FIG. 2. — Détails de l'épillet chez trois espèces de *Danthoniopsis*.  
De haut en bas : glume inférieure

glume supérieure

glumelle inférieure de la fleur hermaphrodite

glumelle supérieure de la fleur hermaphrodite

glumelle inférieure de la fleur mâle

glumelle supérieure de la fleur mâle

A. *D. viridis*. C. E. HUBBARD (DUVIGNEAUD 982 D).

B. *D. cf. acutigluma* CHIPPINDALL (DUVIGNEAUD 1136 D).

C. *D. wasaënsis* C. E. HUBBARD var. *pilosigluma* var. nov. (DUVIGNEAUD 836 D).



a) Le n° 836 D croissait en plein soleil sur un roc gréseux isolé dans la savane steppique non boisée, à mi-pente d'une des collines sableuses en pain de sucre qui sont fréquentes entre Popokabaka et le Kwango (ces collines sont souvent rayées horizontalement à mi-pente ou vers le sommet par une bande de grès de base du système du Kalahari, reposant sur un socle de Karroo et surmonté d'une calotte épaisse de sable Kalaharien peu fertile). Ce spécimen correspond assez bien à la description de *Danthoniopsis wasaënsis* C. E. HUBBARD mais la glume inférieure est subaiguë et couverte entièrement de poils au lieu d'être aiguë et glabre. De plus, le type de *D. wasaënsis* est un spécimen récolté sans sa base ce qui constitue un élément d'indétermination.

Plutôt que d'élargir la description de la glume inférieure de *D. wasaënsis*, nous avons préféré faire du spécimen DUVIGNEAUD 836 D une variété distincte, *D. wasaënsis* var. *pilosigluma* (\*). Cette espèce répand une nette odeur d'acétate d'éthyle et nous l'avons observée, sans la récolter, sur blocs rocheux ombrés par la forêt claire à *Combretum*, *Marquesia* et *Burkea* des pentes des collines de Kimvula au Bas-Congo.

b) Le spécimen n° 982 D, récolté à Kahemba dans la strate herbacée des forêts claires à *Brachystegia spicaeformis*, *B. longifolia*, *Pseudoberlinia Baumii* et *Marquesia macroura*, correspond bien au *Danthoniopsis viridis* C. E. HUBBARD, qui n'a pas été signalé jusqu'ici au Congo. La pilosité de la glume inférieure notée par HUBBARD comme étant nulle ou réduite à l'extrémité n'est pas un caractère constant : sur un même spécimen, on trouve aussi bien des glumes inférieures entièrement couvertes de poils que des glumes entièrement glabres ou ne présentant de poils qu'à l'extrémité. Il faut noter également que les feuilles sont plus larges que celles du type décrit par HUBBARD. La fig. 3 montre la structure anatomique de ces feuilles

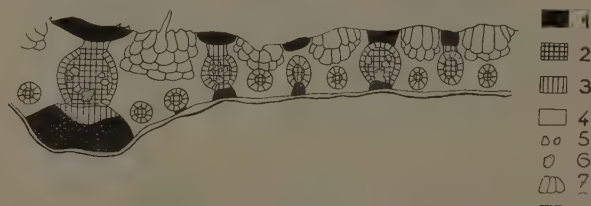


FIG. 3. — Schéma d'une coupe transversale de feuille de *Danthoniopsis viridis* C. E. HUBBARD.

Explication des symboles : 1. Fibres

2. Fibres et parenchyme du bois et du liber.

3. Collenchyme.

4. Parenchyme.

5. Vaisseaux du bois.

6. Liber.

7. Cellules bulleuses.

8. Cuticule.

(\*) *Danthoniopsis wasaënsis* var. *pilosigluma* DUVIGN. et KIWAK, a typo differt gluma inferiore minus acuta et tota pilosa. Plante vivace cespiteuse ; nombreuses feuilles basales à gaines aplaties, carénées, villeuses. Chaume à nœuds densément villeux.

c) Le caractère de « prolongement caudé à bout obtus » de la glume inférieure, signalé chez *Danthoniopsis catangensis*, se retrouve plus accentué encore dans un autre spécimen récolté à Sokele (\*) (DUVIGNEAUD 1136 D) mais on n'y observe pas de poils tuberculés, la glume inférieure est entièrement glabre et présente une base fort rétrécie. Ce spécimen se rapproche ainsi assez bien de *D. acutigluma* CHIPPINDALL (1), de la Rhodésie du Nord. Mais la base du spécimen DUVIGNEAUD 1136 D, élément quasi nécessaire de détermination, manque.

#### 4. RÉSUMÉ.

Il serait souhaitable qu'un matériel plus abondant de *Danthoniopsis* (ce genre ne paraît pas rare dans les forêts claires kwango-katangaises) soit récolté au Congo belge, pour préciser la position systématique de taxa qui apparaissent fort variables. Les quelques récoltes que nous avons faites (points 1, 2 et 3 sur la carte) permettent de préciser déjà quelque peu la distribution et la systématique du genre au Congo belge. Le genre *Danthoniopsis* y apparaît comme ayant un caractère typiquement zambézien ; une certaine irradiation vers le Nord est rendue possible par l'extension de la bande du Kalahari qui offre les milieux sablonneux et gréseux favorables.

Les espèces de *Danthoniopsis* connues aujourd'hui dans la flore congolaise sont :

*D. wasaënsis* C. E. HUBBARD.

*D. wasaënsis* var. *pilosigluma* var. nov.

*D. cf. acutigluma* CHIPINDALL.

*D. catangensis* (CHIOV.) comb. nov.

Université de Bruxelles  
Laboratoire de Botanique systématique et  
de Phytogéographie.

---

(\*) La glumelle supérieure de la fleur hermaphrodite présente sur chacune de ses ailes une dent acuminée portant de petits cils raides sur tout le pourtour de son bord libre, ce qui s'observe aussi chez *Danthoniopsis catangensis*.

## BIBLIOGRAPHIE

1. CHIPPINDALL L. — Contributions to the grass flora of tropical Africa. *Blumaea Suppl.* III, 1946, 27-29.
  2. HUBBARD in Flora of Tropical Africa X, 1, 1937, 73-82.
  3. JACQUES-FÉLIX H. — Notes sur les Graminées d'Afrique tropicale (suite). *R. I. B. A.* n° 333-334, juillet-août 1950, 418-424.
-

# SUR UN CAS DE VICARIANCE KWANGO-KATANGAISE DANS LE GENRE *VERNONIA*

par P. DUVIGNEAUD et L. HOTYAT.

(Résultats botaniques de la mission organisée en 1948 par le centre colonial de Documentation et de Coordination des recherches chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. Communication n° 24) (\*).

1. L'un de nous (1) a déjà attiré l'attention sur des cas de vicariance que l'on peut observer lorsqu'on compare la flore zambézienne du Haut-Kwango à celle du Haut-Katanga. Il en est ainsi d'un certain nombre d'essences des forêts claires ; par exemple, l'*Anisophyllea* arbustif des forêts claires kwangolaises (*A. Gossweileri* ENGL. et VON BREHM.) diffère nettement de celui des forêts claires katangaises (*A. Boehmii* ENGL.) par la nature de l'indument foliaire (3). *Pseudoberlinia Baumii* (HARMS) DUVIGN., le Mukondo des Batjok, ne diffère de *P. paniculata* (BENTH.) DUVIGN., le Mutundo des Katangais, que par l'absence totale de poils sur les rachis et les limbes des folioles ; *Brachystegia spicaeformis* BENTH., toujours glabre au Kwango, est le plus souvent poilu au Katanga ; il en va généralement de même de *Pseudolachnostylis maprouneifolia* PAX, d'*Ajromosia angolensis* (BAKER) HARMS, de *Daniellia Alsteeniana* DUVIGN., d'*Hymenocardia acida* TUL., de *Diplorhynchus condylocarpon* (MULI. ARG.) PICHON, de *Brachystegia longifolia* BENTH., de *Cryptosepalum pseudotaxus* BAK. FIL. et de nombreuses autres essences où la nette différence de pilosité a fréquemment permis de séparer des variétés ou espèces vicariantes. D'une manière assez générale, ces essences sont donc glabres ou glabrescentes au Kwango, bien plus nettement poilues au Katanga.

2. Nous voudrions examiner aujourd'hui un cas de vicariance se présentant dans la strate herbacée des forêts claires : celle-ci comprend de nombreuses Graminées, et d'encore plus nombreuses espèces de Dicotylédones vivaces appartenant

---

(\*) Étude effectuée avec l'aide d'un subside de l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique centrale (I.R.S.A.C.), qui a permis à un de ses auteurs de séjourner quelque temps au British Museum.

principalement aux familles des Légumineuses, Rubiacées et Composées parmi lesquelles de nombreux *Vernonia*. L'un de ces *Vernonia*, extrêmement répandu, attire l'attention par son port : longue tige verticale portant sur une grande partie de sa longueur, à l'aisselle de feuilles dont les dimensions se réduisent progressivement de la base au sommet, de médiocres glomérules sessiles composés d'un petit nombre de capitules.

3. Dans la forêt katangaise, ce *Vernonia* existe sous 2 formes distinctes, qui ont d'ailleurs reçu le statut d'espèces ; elles ne se distinguent que par la forme des feuilles (et par conséquent, par celle des bractées de l'involucre) et par la densité de l'indument.

***Vernonia Homblei*** DE WILD., a des feuilles étroites, lancéolées, à denticulations nettes et aiguës (fig. 1, A) ; les bractées de l'involucre sont également lancéolées et longuement acuminées. La surface du limbe, où les nervures sont saillantes sur les deux faces et surtout sur la face interne, est pratiquement glabre et lisse, bien qu'un peu ruguleuse au toucher. Les tiges et rameaux sont typiquement glabres. Quelques poils cotonneux très dispersés forment un tomentum arachnoïde très lâche sur les sommets et les bords des bractées de l'involucre : c'est là le seul indument notable sur les organes végétatifs de la plante, en plus bien entendu de celui qui recouvre comme d'un coton fauve très dense la souche rhizomateuse de toutes les espèces du groupe. *V. Homblei* est une des plantes les plus communes des forêts claires à *Brachystegia-Pseudoberlinia* de la plaine katangaise. De très nombreux récolteurs l'ont ramassée tout autour d'Élisabethville, où nous l'avons nous-mêmes fréquemment observée, de même qu'autour de Jadotville.

Il semble que *V. Homblei* soit remplacé, dans la région de Lukafu et dans les forêts claires du plateau des Kundelungu, par une espèce vicariante fort voisine : *V. Verdickii* O. HOFFM. ; en tous cas, les trois spécimens aujourd'hui connus de cette espèce (VERDICK 463, QUARRE 5490, DUVIGNEAUD 1255 V) ont tous été récoltés à Lukafu, soit au sommet, soit au pied des Kundelungu.

***Vernonia Verdickii*** a des feuilles nettement plus larges que celles de *V. Homblei*, surtout dans la moitié supérieure de la tige (fig. 1 B). Ces feuilles, obovales ou oblongues, sont arrondies ou cordées à la base et atténuées obtuses au sommet. Les bractées de l'involucre sont obtuses, atténuées au sommet mais non longuement acuminées comme dans l'espèce précédente. Bien que très développées, les denticulations des bords du limbe sont moins nettes que chez *V. Homblei*. La surface du limbe, avec une nervation dense et spécialement très saillante à la face inférieure, est extrêmement scabre sur les deux faces, et de plus, toute parsemée de minuscules glandules jaunes à la face inférieure. L'état scabre est dû à l'accumulation sur les nervures et veines, de poils pluricellulaires épais et silicifiés (fig. 2 B).

A part une assez nette différence dans la forme extérieure du limbe foliaire (l'anatomie est la même), les deux espèces katangaises diffèrent donc principalement par l'indument des rameaux et des feuilles, presque inexistant chez *Vernonia Homblei*.



composé principalement chez *V. Verdickii* de poils scabres qui ne sont guère apparents qu'au toucher. Au point de vue de la couleur, les feuilles sont toujours concolores.

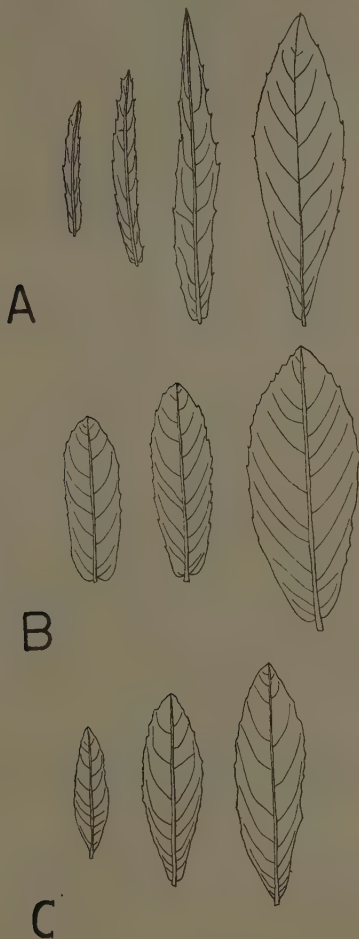


FIG. 1. — Feuilles situées vers le sommet, vers le milieu et vers la base de la tige, chez trois espèces vicariantes de *Vernonia* des forêts claires kwango-katangaises.

- A. *Vernonia Homblei* DE WILD.
- B. *Vernonia Verdickii* O. HOFFM.
- C. *Vernonia kwangolana* n. sp.

4. Dans la forêt kwangolaise, ce *Vernonia* se retrouve abondamment, bien que son existence n'ait pas été signalée jusqu'ici. Tous les individus que nous avons récoltés dans les régions de Feshi, Kahemba et Panzi sont strictement semblables : ils forment un groupe systématiquement bien fixé, qu'on reconnaît immédiatement du groupe katangais par les feuilles discolores poilues cotonneuses en dessous. La forme du limbe est légèrement différente de celle des deux espèces katangaises (fig. 1 C), et une particularité est que les dents sont repliées vers la face inférieure : le bord apparaît de ce fait simplement ondulé. En plus de cette différence dans la forme et l'indument foliaires, on observe encore une différence dans l'indument des tiges qui est ici arachnoïde ou plus ou moins nettement tomenteux. Les bractées de l'involucre, du type obtus, sont nettement plus poilues que chez les espèces katangaises. Les capitules, fleurs et fruits sont semblables à ceux de ces espèces.

5. Les différences observées dans les parties végétatives sont suffisantes pour considérer l'espèce du Kwango comme distincte de ses vicariantes katangaises. On trouvera ci-dessous la description de cette espèce qu'il convient de considérer comme nouvelle.

***Vernonia kwangolana* DUVIGN. et HOTYAT, sp. nov. (\*)** (fig. 1 C et 2 C).

Plante vivace, à souche velue, atteignant 1 m à 1,30 m de haut ; tiges dressées, plus ou moins cylindriques, striées longitudinalement, arachnoïdes-tomenteuses, non ramifiées ou ramifiées dans la moitié supérieure ; feuilles alternes, courtement pétiolées, longuement elliptiques ou oblancéolées, à bords crénelés, parfois denticulés, les supérieures de 35 mm de long et 8 mm de large, les inférieures de 65 mm de long et 18 mm de large, cunéiformes à la base, aiguës et courtement mucronées au sommet, vertes et glabres sur la face supérieure et blanches tomenteuses sur la face inférieure. Capitules à l'aisselle des feuilles, solitaires ou en glomérules sessiles (jusque 10 dans un glomérule), de 7 à 15 mm de long. Involucre plus ou moins turbiné ; bractées plurisériées, imbriquées, les extérieures ovales, les internes oblongues, obtuses mais mucronées au sommet, tomenteuses dans le tiers supérieur qui est vivement coloré en pourpre, d'environ 8 mm de long et 2 mm de large. Corolle rosée, dépassant peu les soies du pappus, tubuleuse, divisée au sommet en 5 lobes triangulaires d'une

---

(\*) *Vernonia kwangolana* n. sp. Species perennis, basi dense fulvo-velutina ; rami erecti simplices vel subsimplices in maxima parte longitudinis glomerulis mediocris sessilibus capitulis nonnumerosis compositis in foliorum axillis dispositis muniti ; folia longe elliptica vel oblanceolata basi longe cuneata, discoloria, superne viridescens, subtus albescentio-tomentosa nervis venisque magis elevatis.

A *Vernonia Verdickii* O. HOFFM. differt ramis tomentosis (et non hispidis), foliis basi cuneiformibus, discoloribus, subtus albescentio-tomentosis, non scabris. *V. Homblei* DE WILD. est species ramis folisque fere tota glabris, a *V. kwangolana* quoque differens foliis magis angustis.

DUVIGNEAUD 970 V, Kajiji (Haut Kwango) (type) ; aussi trouvé à Panzi, Kahemba et Feshi. Commun dans toutes les forêts claires à *Brachystegia spicaeformis*, *B. longifolia*, *B. Wangermeeana* et *Pseudoberlinia Baumii* du Haut Kwango sur sable du Kalahari.

longueur égale au tiers ou à la moitié du tube, pubescents au sommet ; étamines 5, insérées vers le milieu du tube, anthères sagittées, médifixes, soudées en un tube au travers duquel passe le style, égalant ou un peu plus longues que le filet ; ovaire infère, surmonté d'un style cylindrique de 8 mm de long, glabre dans sa partie inférieure, couvert de poils dans le quart supérieur, terminé par deux stigmates velus d'une longueur égale au tiers ou au quart du style. Akènes velus, de 2 à 3 mm, à 5 côtes, surmontés d'un pappus de soies blanches ciliées-denticulées, disposées sur deux rangs, le rang extérieur très court, d'environ 1 mm de long, l'interne de 7 à 8 mm de long.

6. On se trouve donc devant un cas très net de vicariance kwango-katangaise chez des *Vernonia* de forêts claires.

L'espèce kwangolaise, *Vernonia kwangolana*, est nettement plus poilue que ses deux répondantes katangaises, *V. Verdickii* et *V. Homblei*, cette dernière étant d'ailleurs presque entièrement glabre. La variation de pilosité se fait donc ici dans le sens contraire de celui qui caractérise généralement la variation de pilosité chez les essences ligneuses (voir § 1).

Si on analyse de plus près les différences d'indument par l'examen microscopique des poils, on constate que ces différences sont importantes et remarquables, surtout à la face inférieure du limbe.

L'espèce scabre des Kundelungu, *V. Verdickii*, bien que relativement peu poilue, présente sur les nervures la plus grande richesse de types de poils (fig. 2 B) :

- a) poils glanduleux sphériques.
- b) poils silicifiés épais, pluricellulaires.
- c) poils cotonneux allongés, plus ou moins crépus, pluricellulaires seulement à la base et se terminant par une très longue cellule à membrane mince.
- d) poils intermédiaires entre b et c : silicifiés épais à la base et se terminant par une longue cellule crépue à membrane mince.

L'espèce katangaise banale, *V. Homblei*, a un indument réduit, extrêmement clairsemé, de poils silicifiés de taille réduite.

L'espèce du Kwango, *V. kwangolana*, a la face inférieure du limbe, y compris le réseau de nervures, entièrement couverte d'un indument cotonneux court, blanchâtre ; il doit cette particularité à la multiplication énorme des poils d'un seul type (cotonneux à base pluricellulaire).

Sur les tiges, la pilosité a en gros le même caractère que sur les feuilles :

- V. Verdickii* : poils épais silicifiés, raides.
- V. Homblei* : glabre.
- V. kwangolana* : poils cotonneux crépus.

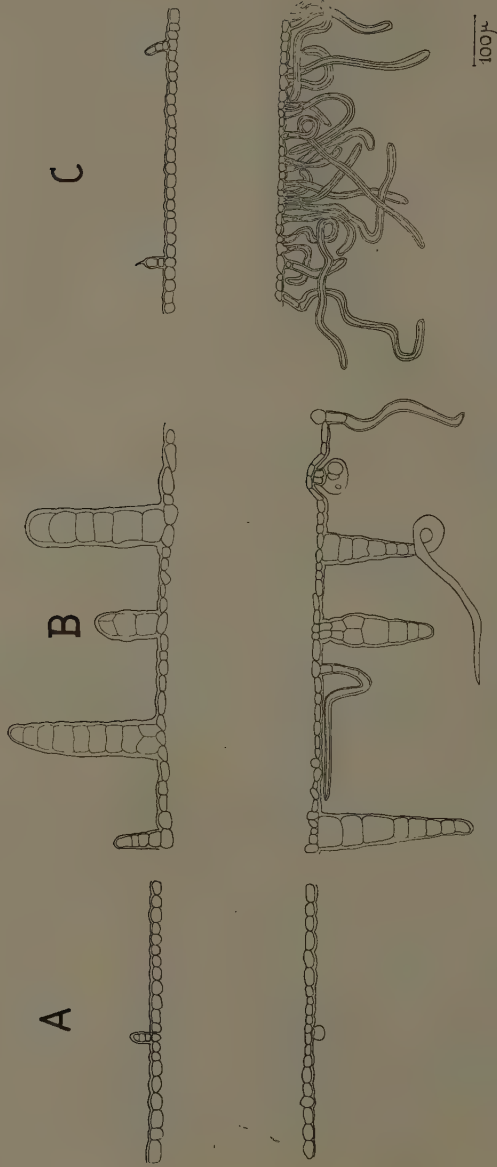


FIG. 2. — Poils de la surface supérieure et de la surface inférieure du limbe foliaire et surtout des nervures, chez trois espèces vicariantes de *Vernonia* des forêts claires kwango-katangaises.  
A. *Vernonia Homblei* DE WILD.  
B. *Vernonia Verdickii* O. HOFFM.  
C. *Vernonia kwangolana* n. sp.

7. Les akènes des trois espèces présentent exactement le même indument, composé de poils formés de deux cellules allongées accolées et se libérant en fourche au sommet, et de poils sphériques papilleux dont certains forment des glandules.

### 8. Résumé.

Dans les forêts claires du Kwango et du Katanga, on trouve en abondance un *Vernonia* présentant un port particulier : longues tiges verticales simples ou un peu ramifiées, portant sur une grande partie de leur longueur et à l'aisselle de feuilles se réduisant progressivement de la base au sommet, des glomérules sessiles composés d'un petit nombre de capitules.

Une vicariance très nette s'est établie entre les individus du Kwango et ceux du Katanga : elle est principalement marquée par une différence de l'indument des feuilles et des tiges. Cette différence devenue nettement qualitative permet de scinder les individus en deux espèces vicariantes : *V. kwangolana* (Kwango) et *V. Homblei* (Katanga).

Au Katanga même, une autre vicariance semble s'être établie pour les individus formant des populations dans la région de Lukafu (*V. Verdictii* O. HOFFM.). Ici la vicariance affecte la quantité des poils plutôt que leur qualité, et aussi la forme du limbe.

Les différences entre les trois espèces peuvent être groupées dans le tableau suivant :

1. Tiges glabres ; feuilles étroites, les supérieures longuement lancéolées, à denticulations très aiguës, glabrescentes, lisses sur les deux faces. Katanga  
.....*V. Homblei*.
2. Tiges poilues ; feuilles plus larges, elliptiques, oblongues ou oblancéolées, poilues, surtout sur la face inférieure.
  - a) Tiges hispides ; feuilles concolores à limbe très scabre muni sur les deux faces de poils silicifiés épais ; limbe obtus, arrondi ou cordé. Kundelungu  
.....*V. Verdictii*.
  - b) Tiges tomenteuses arachnoïdes ; feuilles discolores à limbe glabrescent et lisse à la face supérieure, cotonneux blanchâtre à tomentum court à la face inférieure ; limbe atténué, cunéiforme à la base. Kwango .....*V. kwangolana*

Université libre de Bruxelles.  
Laboratoire de Botanique systématique et  
de Phytogéographie.

---



## BIBLIOGRAPHIE

1. DUVIGNEAUD P. — Les « Uapaca » (Euphorbiacées) des forêts claires du Congo méridional (*Bull. Inst. Roy. Col. Belge*, XX, 1949, 863-892).
  2. DUVIGNEAUD P. — Le « Mulombe » du Kwango (*Daniellia Alsteeniana* Duvigneaud) et le mode de distribution kwango-katangais au Congo belge (*Bull. Inst. Roy. Col. Belge*, XX, 1949, 677-689).
  3. DUVIGNEAUD P et DEWIT J. — Les « Mufungu » (*Anisophyllea*) des steppes et forêts claires du Congo méridional (*Bull. Inst. Roy. Col. Belge*, XXI, 1950, 918-945).
-

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ANATOMIE FOLIAIRE DU GENRE *TRICHILIA*

par J. HOMÈS, E. J. BALASSE et A. BUREAU.

---

## I. GÉNÉRALITÉS

1. Le genre *Trichilia* comporte actuellement douze espèces au Congo belge. Certaines de ces espèces semblent bien définies, tandis que d'autre espèces, différant par des caractères très variables, ne sont pas systématiquement bien caractérisées. C'est le cas pour *Trichilia Heudelotii*, *splendida*, *Gilgiana*, *Zenkeri*.

2. Nous avons eu l'occasion d'étudier quelque peu l'anatomie des folioles des espèces congolaises (1). Plusieurs caractères y ont été observés :

a. Toutes les espèces possèdent l'un ou l'autre type de poils.

Poils simples très courts, dépassant à peine l'épaisseur de l'épiderme.

longs, pouvant dépasser de beaucoup l'épaisseur du limbe.

Poils glanduleux multicellulaires.

Poils étoilés.

b. Des cellules sécrétrices sont en général présentes dans le limbe, souvent dans le parenchyme cortical de la nervure et parfois dans la moelle. L'abondance et la forme de ces cellules varie d'une espèce à l'autre.

c. Des cristaux d'oxalate de calcium existent dans onze espèces sur les douze. Ils sont soit simples, soit en oursin.

---

(1) Le matériel étudié a été récolté principalement par J. Homès lors d'un voyage d'étude à Yangambi en été 1951. Ce voyage a pu être réalisé grâce à une bourse accordée par l'Université de Bruxelles. La récolte et l'expédition du matériel ont été rendues possibles par l'aide gracieuse de l'Institut National pour l'Étude Agronomique au Congo, et de ses agents que nous remercions vivement.

## II. DESCRIPTION D'UN TYPE DE NERVURE ET DE LIMBE

1. La nervure des *Trichilia* congolais est formée de différents tissus qui sont disposés d'une façon plus ou moins concentrique.

a. Le bois forme deux arcs se rejoignant presque à leurs extrémités.

b. Ces deux arcs sont séparés par une moelle qui peut dans certains cas contenir des cellules sécrétrices et des cristaux.

c. Autour du bois se trouve une aire libérienne plus ou moins développée dans laquelle se rencontrent en général de nombreux petits cristaux d'oxalate de calcium.

d. Un sclérenchyme plus ou moins épaissi entoure la formation libérienne.

e. A l'extérieur, un parenchyme cortical avec méats intercellulaires contenant parfois des cellules sécrétrices et des cristaux simples ou en oursins.

f. Une zone collenchymateuse plus ou moins importante se trouve sous l'épiderme.

g. Les épidermes sont recouverts par une cuticule et portent des poils.

2. Le limbe est limité par les épidermes qui portent des poils. La cuticule est surtout développée à la face supérieure. Dans le parenchyme palissadique il peut y avoir des cristaux. Contre le parenchyme palissadique et contre le parenchyme lacuneux se trouvent des cellules sécrétrices et des cristaux.

## III. DESCRIPTION DES PARTICULARITÉS DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DE *TRICHILIA*.

1. *Trichilia Volkensii* GÜRKE. Ce *Trichilia* est extrêmement caractéristique par ses poils étoilés, qu'on ne retrouve dans aucune autre espèce congolaise de *Trichilia* (fig. 1 D).

Les cellules sécrétrices y sont extrêmement rares. Il en apparaît quelques-unes dans le limbe au niveau du parenchyme lacuneux, et dans la nervure au niveau de la moelle. Elles sont petites et sphériques.

Des cristaux très abondants, en oursins, se trouvent dans tout le limbe, et dans la nervure au niveau de la moelle, du liber, du sclérenchyme et du parenchyme cortical (fig. 2).

La nervure, elle aussi, est caractéristique ; elle présente une crête à sa face supérieure.

Dans le limbe, le parenchyme palissadique occupe une place très restreinte : il vaut en épaisseur, le septième environ de l'épaisseur totale du limbe. Dans la plupart des autres *Trichilia*, le parenchyme palissadique occupe, en épaisseur, le quart ou le tiers de celle du limbe.

2. *Trichilia emetica* VAHL. (fig. 3) possède des poils simples, certains à membrane mince, d'autres à membrane épaisse. Il y a aussi quelques poils glanduleux multicellulaires.

Les cellules sécrétrices sont extrêmement rares ; elles se trouvent dans le limbe au niveau du parenchyme lacuneux.

Les cristaux sont très nombreux. Dans le limbe, ils se présentent sous deux formes : oursins et rhomboèdres dans le parenchyme lacuneux, et des oursins assez petits dans le parenchyme palissadique, contre l'épiderme supérieur. Dans la nervure, nous avons trouvé des cristaux en oursins dans le liber et des cristaux des deux formes, beaucoup plus grands, dans le parenchyme cortical.

La cuticule de ce *Trichilia* est épaisse.

La nervure ne présente rien de particulier.

3. *Trichilia quadrivalvis* DC. (fig. 4), présente des poils simples, assez nombreux, à membranes épaisses ou minces, parmi lesquels il y a quelques poils glanduleux multicellulaires.

Les cellules sécrétrices sont rares et allongées dans le parenchyme lacuneux du limbe.

Les cristaux sont peu nombreux : quelques rhomboèdres apparaissent dans le parenchyme lacuneux du limbe, et au niveau de la nervure il y a des oursins dans la moelle et le parenchyme cortical.

La cuticule supérieure est extrêmement épaisse, elle atteint l'épaisseur des cellules épidermiques.

La nervure possède un sclérenchyme à cellules assez épaisses, séparées en îlots par des cellules à membranes minces et à contenu dense.

Le limbe contient un parenchyme palissadique qui occupe la moitié de son épaisseur.

4. *Trichilia Montchalii* DE WILD. (fig. 5). Ce *Trichilia* a de longs poils simples, atteignant en longueur deux à trois fois l'épaisseur du limbe. Certains ont des membranes fort épaisses alors que d'autres, au contraire, ont des membranes très minces (fig. 1 C). Il y a aussi des poils glanduleux multicellulaires (fig. 1 A).

Les cellules sécrétrices y sont rares et situées dans le limbe au niveau du parenchyme lacuneux.

Il y a des cristaux en oursins dans le limbe, près des épidermes, et dans la nervure au niveau du liber, rarement dans le parenchyme cortical.

La nervure n'a rien de particulier.

5. *Trichilia Welwitschii* DC. se reconnaît facilement à sa pilosité. Il présente en effet des poils simples, courts, à membranes en général épaisses, mêlés à un très grand nombre de poils glanduleux multicellulaires (fig. 1 B).

Les cellules sécrétrices sont abondantes au niveau de la nervure ; elles se trouvent dans la moelle, dans le liber et dans le parenchyme cortical, et au niveau du limbe, dans le parenchyme lacuneux, contre la parenchyme palissadique.

Seul ce *Trichilia* ne possède aucun cristal.

La nervure est conforme à la description faite plus haut.

6. *Trichilia Heudelottii* PLANCH ex OLIV. Ce *Trichilia* ne possède que fort peu de poils. Ils sont très courts et en forme d'aiguillon. Leur membrane est fort épaisse.

Les cellules sécrétrices sont extrêmement abondantes. Elles se trouvent dans le parenchyme cortical de la nervure, et dans le limbe, elles envahissent le parenchyme lacuneux.

Des cristaux en oursins se trouvent dans le liber et dans le parenchyme cortical de la nervure. Ils ne sont pas très nombreux. Dans le limbe, ils sont rhomboédriques, et se trouvent près des épidermes inférieur et supérieur.

La nervure ne présente rien de spécial.

7. *Trichilia Zenkeri* HARMS (fig. 6) ne possède que peu de poils qui sont d'ailleurs assez courts. Ils sont en forme d'aiguillon. Leur membrane est épaisse et ils atteignent en longueur deux ou trois fois l'épaisseur de l'épiderme.

Les cellules sécrétrices ne sont pas très abondantes ; elles se trouvent dans le limbe au niveau du parenchyme palissadique et dans la nervure, au niveau du collenchyme.

Les cristaux sont relativement nombreux ; ils se trouvent dans la nervure principale sous forme d'oursins dans le liber et le sclérenchyme, sous forme de rhomboèdres dans le parenchyme cortical ; dans le limbe, il y a des oursins au niveau du parenchyme palissadique.

La nervure de ce *Trichilia* n'a rien de particulier.

8. *Trichilia rubescens* OLIV. est une espèce glabrescente. Elle ne possède donc que très peu de poils extrêmement courts et à membranes fort épaisses.

Les cellules sécrétrices ne sont pas abondantes. Elles se trouvent uniquement dans le limbe, au niveau du parenchyme lacuneux, contre le parenchyme palissadique. Elles sont sphériques et grandes.

Les cristaux sont au contraire, extrêmement nombreux. Ils se trouvent dans la nervure au niveau de la moelle, du sclérenchyme et du parenchyme cortical. Dans le limbe, ils apparaissent dans les parenchymes palissadique et lacuneux. Ils se présentent dans les deux cas sous forme d'oursins.

La nervure n'a rien de bien particulier.

9. *Trichilia Gilgiana* HARMS ne possède que peu de poils, ils sont de deux espèces différentes ; les uns atteignent en longueur le sixième environ de l'épaisseur du limbe, ils sont pointus et possèdent des membranes épaisses. Les autres sont sphériques, aussi courts que larges ; ces derniers ont une membrane plus mince.

Les cellules sécrétrices sont assez abondantes, sphériques et grandes. Elles se trouvent dans la nervure au niveau de la moelle et du parenchyme cortical, et dans le limbe, au niveau du parenchyme lacuneux, ou à la limite des parenchymes palissadique et lacuneux.

Ce *Trichilia* contient de nombreux cristaux rhomboédriques que l'on trouve à la limite du limbe et de la nervure, dans le parenchyme cortical, et dans le limbe, au niveau du parenchyme lacuneux.

La nervure ne présente rien de particulier.



10. *Trichilia Prieureana* JUSS. Les poils de *Trichilia Prieureana* sont rares et longs. Ils atteignent en longueur la largeur du limbe. Leur membrane est extrêmement mince.

Les cellules sécrétrices sont abondantes ; elles se trouvent dans la nervure au niveau du parenchyme cortical et du collenchyme. Dans le limbe, elles apparaissent au niveau du parenchyme lacuneux. Elles sont grandes et sphériques.

Les cristaux sont très nombreux dans la nervure au niveau de la moelle, du sclérenchyme et du parenchyme cortical. Ce sont des oursins qui sont énormes. Dans le limbe également, il y a de nombreux grands oursins, au niveau du parenchyme lacuneux.

La cuticule est épaisse ; elle atteint la hauteur de l'épiderme.

La nervure présente une proéminence à la face supérieure. Elle est cependant moins accentuée que chez *Trichilia Volkensii*.

11. *Trichilia splendida* A. CHEV. est une espèce glabre ; les poils y sont extrêmement rares ; les seuls qu'on y trouve sont extrêmement courts ; leur longueur atteint à peine deux fois l'épaisseur de l'épiderme.

Les cellules sécrétrices sont assez nombreuses et très allongées. Elles apparaissent dans le parenchyme lacuneux du limbe, contre le parenchyme palissadique, et dans la nervure, au niveau du parenchyme cortical.

Les cristaux se présentent sous forme d'oursins au niveau de la nervure principale dans la moelle, dans le parenchyme cortical et dans le liber, et au niveau du limbe dans le parenchyme palissadique, très près de l'épiderme supérieur. D'autre part, il y a beaucoup de cristaux rhomboédriques dans la nervure au niveau du parenchyme cortical et dans le limbe au niveau du parenchyme lacuneux.

Dans la nervure, il y a des cellules à membranes minces et à contenu très dense qui isolent des îlots de sclérenchyme.

12. *Trichilia retusa* OLIV. possède des poils simples très rares, pouvant atteindre en longueur la largeur du limbe. Ils ont une membrane relativement épaisse.

Les cellules sécrétrices ne se trouvent que dans le limbe au niveau du parenchyme lacuneux, contre le parenchyme palissadique. Elles sont sphériques.

Les cristaux, eux aussi sont très rares ; il y a des oursins dans le parenchyme palissadique, et quelques-uns très petits dans le liber et le parenchyme cortical.

Dans la nervure, tout comme dans les *Trichilia quadrivalvis* et *splendida*, le sclérenchyme contient et est entouré par des cellules à membrane mince et à contenu dense.

#### IV. CONCLUSIONS

1. Bien que le genre soit formé au Congo d'espèces plus ou moins bien distinctes par des caractères extérieurs, par leur écologie et par leur port (arbres des forêts ombrophyles, arbustes des savanes, suffrutex des steppes), nous n'avons pas observé

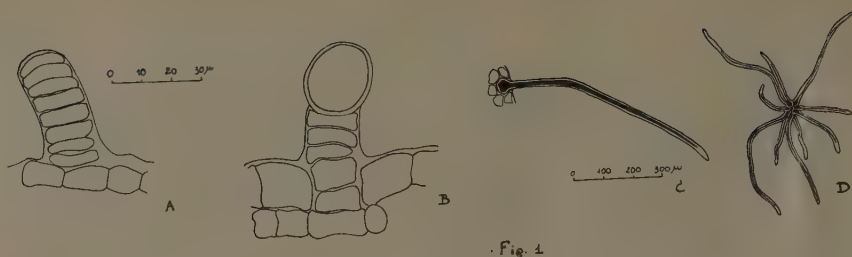


Fig. 1.

FIG. 1. — Poils glanduleux simples et étoilés.

- A. *Trichilia Montchalii* DE WILD.  
 B. *Trichilia Welwitschii* DC.  
 C. *Trichilia Montchalii* DE WILD.  
 D. *Trichilia Volkensii* GURKE.

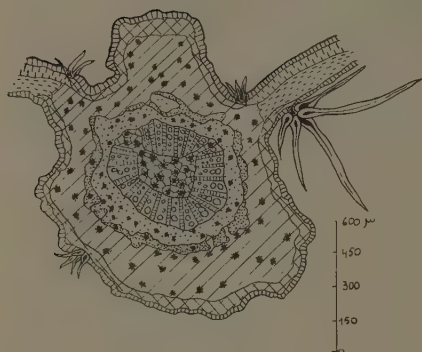


Fig. 2.

FIG. 2. — *Trichilia Volkensii* GURKE.  
 Coupe transversale dans la nervure principale d'un foliole.

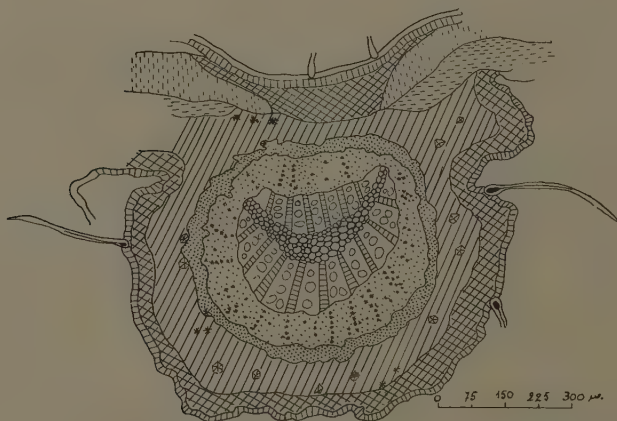


Fig 3.

FIG. 3. — *Trichilia emetica* VAHL. Coupe transversale dans la nervure principale d'un foliole.

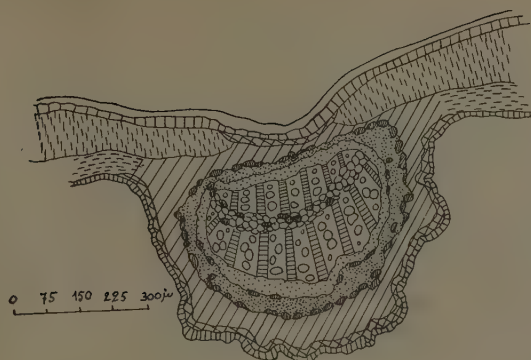


Fig. 4

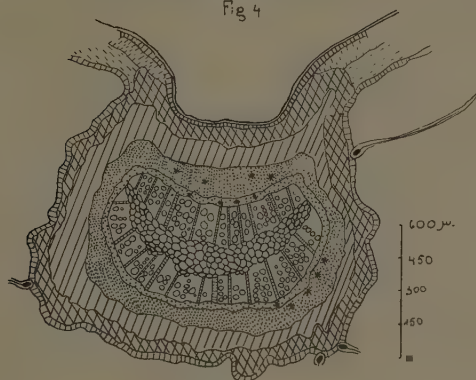


Fig. 5

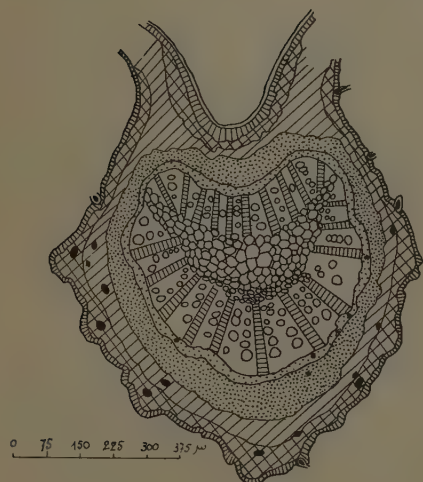


Fig. 6

FIG. 4. — *Trichilia quadrivalvis* DC. Coupe transversale dans la nervure principale d'un foliole.

FIG. 5. — *Trichilia Montchalii* DE WILD. Coupe transversale dans la nervure principale d'un foliole.

FIG. 6. — *Trichilia Zenkeri* HARMS. Coupe transversale dans la nervure principale d'un foliole.

de différences importantes dans l'anatomie de la feuille, qui est cependant un des organes les plus exposés à l'action des facteurs externes. Si l'action du milieu s'est manifestée dans la différenciation des espèces, elle n'a donc pas, tout au moins jusqu'ici, exercé d'action décisive sur la structure interne de la feuille, bien que le port de la plante et son allure générale aient pu être transformés radicalement. Par exemple : grands arbres dans les conditions équatoriales humides, suffrutex rhizomateux adaptés aux conditions subdésertiques des steppes sablonneuses. A part certaines adaptations comme l'épaississement de la cuticule, un suffrutex comme *T. quadrivalvis* ne présente pas une anatomie foliaire différente de *T. Zenkeri*, arbre de la forêt ombrophyte. Nous avons donc observé une similitude générale dans les caractères anatomiques.

2. Cependant quelques différences de caractères se dégagent :

a. Toutes les espèces possèdent des cellules sécrétrices. Dans quelques espèces elles sont particulièrement grandes et développées (*T. Heudelotii*, *T. splendida*, *T. Gilgiana*), et par ce fait elles sont visibles à l'œil nu. STANER, dans sa clef des *Trichilia* utilise le caractère « présence de points translucides » pour reconnaître certaines espèces. Nous voyons ici le danger de ce caractère basé sur la grandeur et la densité si variables des cellules sécrétrices présentes néanmoins partout.

b. Le *T. Volkensii* se distingue nettement de tous les autres par la présence de poils étoilés, par l'existence d'une crête au-dessus de la nervure, par l'abondance des cristaux d'oxalate de calcium et par la rareté des cellules sécrétrices.

c. Le *T. Welwitschii* possède de très nombreux poils multicellulaires unisériés et des poils simples dont la longueur atteint l'épaisseur du limbe. Aucun cristal n'a pu être mis en évidence.

d. Le *T. Montchalii* ne se distingue que par ses poils simples qui peuvent atteindre en longueur deux ou trois fois l'épaisseur du limbe.

e. Les *Trichilia* de savane, *T. emetica*, et surtout *T. quadrivalvis*, ont une cuticule très épaisse. Malgré les conditions climatiques très différentes de celles de la forêt ombrophyte, ces espèces ont une anatomie tout à fait semblable à celle des autres.

Université de Bruxelles.  
Laboratoire de Botanique systématique  
et de Phytogéographie.

---

## BIBLIOGRAPHIE

- STANER P. — Les Méliacées du Congo belge. *Bull. Jard. Bot. État Bruxelles*, 16, 1940-42, pp. 138-180.
- VERMOESEN. — Note sur quelques méliacées. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, X, pp. B 34-B 57, 1922.
- METCALFE C. R. et CHALK L. — Anatomy of the dicotyledons. 1950, pp. 349-358.
-

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE CHIMIQUE DE QUELQUES *USNEA* DU BAS CONGO

par S. DE SMET et R. LAMBION.

Résultats botaniques de la Mission organisée en 1948 par le Centre de Documentation et de Coordination des Recherches chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. Communication n° 25.

## I. Description des espèces.

Les Usnées du Bas-Congo se présentent généralement sous forme de longues barbes pendant aux arbustes. Les trois espèces que nous avons étudiées, morphologiquement assez semblables, peuvent cependant être distinguées par un examen attentif au binoculaire.

L'espèce la plus facile à reconnaître est *Usnea goniodes* STIRT. Le thalle pendant est vert clair, strié de gris et brunit parfois en herbier. Les rameaux principaux sont multianguleux, avec les angles très saillants, aigus, en forme d'ailes longues, découpées en crêtes plus ou moins décortiquées et sorédieuses. Les rameaux latéraux perpendiculaires sont assez nombreux, à croissance limitée, mais pouvant parfois s'allonger et constituer des ramifications du rameau principal, très anguleux et abondamment couverts de tubercules et sorédies. Les ramules sont assez rares. Le thalle est fortement aplati au niveau des ramifications qui sont palmées.

La deuxième espèce, *Usnea bakongoensis* DUVIGN., possède également un thalle pendant vert clair, mais ne brunissant pas en herbier. Les rameaux principaux sont anguleux, mais non cristés, et parcourus de fractures transversales, plus ou moins annelés, souvent décortiqués. Elle possède des rameaux latéraux assez épais, très allongés, pendants, parcourus de fractures transversales et portant de petits rameaux perpendiculaires assez nombreux, arrondis et réguliers, ainsi que des rameaux latéraux perpendiculaires au rameau principal, courts, annelés et parfois très sorédieux.

La troisième espèce, *Usnea arguta* MOT., possède un thalle non anguleux, dont les rameaux ont un diamètre généralement inférieur à celui des deux autres espèces ; en plus, des ramifications secondaires portent de nombreux ramules perpendiculaires très courts.



## II. Détermination des acides dans les thalles :

### a) MÉTHODES OPÉRATOIRES :

Des prises homogènes de 10 g, constituant de préférence un seul thalle, sont mises dans un appareil Soxhlet. Une première extraction est faite pendant 3 heures avec 200 ml de benzène. Une seconde extraction est ensuite faite avec 200 ml d'acétone, pendant la même durée.

Les extraits sont concentrés par distillation des solvants.

L'extrait benzénique est repris au chloroforme bouillant (50 ml) et, quand il se montre encore impur, à l'éther et enfin à l'acétone bouillants.

L'extrait acétonique est repris à l'éther bouillant et, si c'est nécessaire, au chloroforme bouillant.

Chaque extrait soluble et insoluble, est examiné suivant les techniques décrites par ASAHINA (1) par cristallisation entre lame et lamelle dans les milieux suivants :

G. E. : glycérine-acide acétique : 1-3

KOH : 20 %

O. T. : glycérine-alcool éthylique-o. toluidine : 2-2-1.

An. : " " " aniline : 2-2-1.

Q. : " " " quinoléine : 2-2-1.

$\text{CO}_3\text{Na}_2$  : 5 %

p.p.d. : solution alcoolique de paraphénylènediamine (p.p.d.) à 1 %.

### b) RÉSULTATS :

#### 1. *Usnea goniodes* STIRT.

a) L'extrait benzénique contient cinq acides (dont 2 non identifiés) et de la matière colorante :

l'acide usnique à l'état de traces ;

l'acide usnarique en quantité très faible également (environ 0,1 %), mais soluble surtout dans l'acétone ;

l'acide diffractique, en quantité importante (1,5 %), et précipitant au cours de l'extraction. Il est légèrement soluble dans l'éther, mais est probablement masqué par le colorant.

Le tableau I résume les caractéristiques de ces différentes substances.

TABLEAU I

Traitement de l'extrait benzénique	Réactifs	Observations microscopiques	Substances
Extrait brut .....	G. E.	Aiguilles incolores .....	ac. usnique
		Aiguilles incolores très fines et plus courtes .....	ac. usnarique
		Barquettes .....	?
	O. T.	Bottes de barquettes jaunes	ac. usnarique
	KOH	Négatif	
<i>Chloroforme chaud</i>			
1. Soluble			
+ éther chaud			
2. Soluble			colorant
2'. Insoluble			
+ acétone chaud			
3. Soluble	G. E.	Oursins en chaînes	
	O. T.	Longues aiguilles	
	Q.	» » + oursins	
	An.	Oursins de barquettes	
	Na	Arborescences	
	KOH	Longues aiguilles incolores en arborescences .....	?
3'. Insoluble	G. E.	Petits prismes donnant des arborescences	
	O. T.	Aiguilles	
	Q.	Prismes	
	An.	Oursins d'aiguilles	
	Na	Négatif	
	KOH	Prismes, oursins disparaissant..	?
1'. Insoluble	G. E.	Arborescences	
	Na	Arborescences .....	ac. diffractique

b) L'extrait acétonique contient trois acides :

l'acide diffractique, purifié par solubilisation dans l'éther chaud ;  
l'acide usnarique (1,5 %) ;

Une substance indéterminée, insoluble dans l'éther chaud, mais soluble  
dans le chloroforme chaud.

Le tableau II résume les caractéristiques de ces substances.

## 2. *Usnea bakongoensis* DUVIGN.

a) L'extrait benzénique contient de l'acide usnique en quantité impor-  
tante (environ 2,5 %), purifié par solubilisation dans le chloroforme chaud et lavage  
à l'éthanol, ce qui élimine une matière colorante. Il contient quelques traces d'acide  
usnarique, surtout soluble dans l'acétone.

Les caractéristiques de l'extrait sont données au tableau III.

TABLEAU II

Traitement de l'extrait acétonique	Réactifs	Observations microscopiques	Substances
<i>Éther chaud</i>			
1. Soluble	G. E. Na	Arborescences Arborescences .....	ac. diffractique
1'. Insoluble + chloroforme chaud			
2. Soluble	G. E. O. T. Q. An. Na KOH	Barquettes incolores en oursins. Fuseaux incolores en macles Prismes grisâtres en macles id. Aiguilles en oursins Positif : cristaux rouges ....	?
2'. Insoluble	G. E. O. T. Q. An. KOH	Aiguilles très petites Bottes de barquettes jaunes Plaquettes hexagonales Oursins de fines aiguilles Oursins d'aiguilles rouges ...	ac. usnarique.

TABLEAU III

Traitement de l'extrait benzénique	Réactifs	Observations microscopiques	Substances
Extrait brut	G. E. KOH	Aiguilles incolores Légère coloration rouge et primes .....	ac usnique + ac. usnarique
<i>Chloroforme chaud</i>			
1. Soluble	G. E. KOH	Aiguilles incolores Prismes .....	ac. usnique
+ Ethanol froid			
2. Soluble	.....	.....	colorant
2'. Insoluble	.....	.....	ac. usnique
1'. Insoluble.	G. E.	Aiguilles petites .....	ac. usnarique

b) L'extrait acétonique contient de l'acide usnarique en quantité très importante (10 %).

Voici la caractérisation de l'extrait :

KOH : oursins d'aiguilles rouges.

O. T. : bottles de barquettes jaunes.

Q. : plaquettes hexagonales.

An. : oursins de fines aiguilles.

3. *Usnea arguta* Mot. :

- a) L'extrait benzénique contient uniquement de l'acide usnique (1,8 %).
- b) L'extrait acétonique contient un acide indéterminé en forte proportion (5,6 %). Voici sa caractérisation :
  - G. E. : petits prismes incolores ; oursins incolores, cristaux en forme d'haltères.
  - KOH : coloration jaune à orangé brun ; petites aiguilles.
  - An. : petits oursins d'aiguilles incolores.
  - O. T. : fagots d'aiguilles incolores.
  - Q. : aiguilles assez longues incolores.

c) CONCLUSIONS.

Nous sommes ici en présence de trois espèces d'*Usnea* assez peu différentes morphologiquement, mais possédant chacune une composition chimique bien déterminée et différente.

Si les trois *Usnea* contiennent de l'acide usnique, les proportions en sont très variables : à l'état de traces dans *U. goniodes* ; 1,8 % dans *U. arguta*, et 2,5 % dans *U. bakongoensis*.

Deux espèces contiennent de l'acide usnarique : *U. goniodes* à raison de 1,5 %, *U. bakongoensis* de 10 %.

L'acide diffractique est caractéristique de *U. goniodes*.

III. Caractérisations sur thalles ou petits extraits :

a) MÉTHODES OPÉRATOIRES :

Les tests de la potasse et de la paraphénylènediamine sont effectués sur des fragments du thalle, que l'on gratte au préalable jusqu'à l'axe central à l'endroit où l'on dépose une goutte.

Le test à la potasse peut être positif sur l'axe quand ce dernier rougit (ce qui correspond à la présence d'acide usnarique), positif sur la moelle, le cortex, ou négatif.

Le test à la p.p.d. peut être positif sur l'axe ou le cortex lorsqu'une coloration jaune apparaît, ou négatif.

L'extraction des acides d'un morceau de thalle dans les tubes d'ASAHINA est utile pour caractériser les acides présents. Plusieurs extractions successives sont faites d'abord avec le benzène, ensuite avec l'acétone. Les extraits sont évaporés sur verre de montre et un peu de poudre chauffée sans ébullition entre lame et lamelle dans une goutte des réactifs cités plus haut. La cristallisation est suffisante au bout d'un quart d'heure.

b) RÉSULTATS ET CONCLUSIONS :

*Usnea goniodes* STIRT. :

La moelle jaune naturellement se colore en jaune virant à l'orangé sous l'action de KOH. Or *U. goniodes* type (d'Afrique du Sud) présente une réaction K nettement négative. Il en est de même avec la p.p.d.

Nous pensons que cette différence de réaction est due à une faible différence de concentration en acide usnarique :

— *U. goniodes* (du Bas Congo) contient de l'acide usnarique en quantité faible mais suffisante pour être mise en évidence par KOH.

— *U. goniodes* (type) contiendrait également de l'acide usnarique, mais en proportion trop faible pour donner K+.

Ce point de vue serait à vérifier par une étude chimique de *U. goniodes* type. Provisoirement nous considérons *U. goniodes* du Bas-Congo comme une variété distincte du type pour laquelle nous proposons le nom de *reagens* (1).

*Usnea bakongoensis* DUVIGN. :

L'axe et la moelle jaune initialement, présentent une réaction très positive avec KOH : une coloration rouge sang apparaît rapidement. Ceci est logique, puisque cette espèce contient 10 % d'acide usnarique.

La réaction de la p.p.d. est également positive : une coloration orange apparaît.

*Usnea arguta* MOT. :

La moelle se colore légèrement sous l'action de KOH, passe au rouge brique sous l'action de la p.p.d. Puisque cette espèce ne possède pas d'acide usnarique, la légère réaction à la potasse et la forte réaction à la p.p.d. doivent être attribuées à l'acide indéterminé existant dans la proportion de 5 à 6 %.

Quant à la méthode des microextractions, elle donne des résultats globaux exacts, mais non quantitatifs et parfois incomplets. Dans *U. goniodes*, par exemple, les acides usnique, usnarique et diffractique sont facilement mis en évidence, mais il est impossible de reconnaître les deux substances inconnues de l'extrait benzénique.

L'étude chimique de ces trois espèces d'*Usnea* vérifie et confirme donc les observations morphologiques qui sont parfois difficiles à faire et imprécises. Nous constatons ainsi que la chimie des Lichens peut présenter en systématique une importance considérable.

---

(1) *Usnea goniodes* var. *reagens* DE SMET et LAMBION nov. var. — *A typo differt reactionibus : medulla K + et P + rubescens.* (Type : DUVIGNEAUD 533 U 1, Kitobola, III-1948).



## BIBLIOGRAPHIE

1. ASAHINA Y., Mikrochemischer Nachweis der Flechtenstoffe.  
Mitteilung I — *Journ. of Japanese Bot.*, XII, n° 7 p. 516 (1936).  
II — *Idem*, XII, n° 12, p. 859 (1936).  
III — » XIII, n° 7, p. 529 (1937).  
IV — » XIII, n° 12, p. 855 (1937).  
VIII — » XIV, n° 10, p. 650 (1938).
  2. ZOFF W. — Die Flechtenstoffe, Iena, 1907.
  3. DUVIGNEAUD P. — L'acide usnique et les espèces dites « chimiques » en lichénologie.  
*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* LXXII, n° 2 (1940).
  4. DUVIGNEAUD P. — Note de microchimie lichénique, III. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*  
LXXVII, (1945).
  5. DUVIGNEAUD P. — Études sur le genre *Usnea*. *Bull. Soc. Roy. Bot.* LXXIX, (1947).
-



# LES USNÉES BARBUES ET LE CROSSOPTERYGO-USNETUM DES SAVANES DU BAS-CONGO

par P. DUVIGNEAUD.

Résultats botaniques de la Mission organisée en 1948 par le Centre de Documentation et de Coordination des Recherches chimiques, avec l'aide de l'I.R.S.I.A. Communication n° 26 (\*).

## I. LA CATENA DES MAKANGA AU BAS-CONGO ET L'ASSOCIATION A *CROSSOPTERYX* ET *USNEA* (CROSSOPTERYGO-USNETUM)

### 1. La catena des Makanga (fig. 1).

Nous avons à diverses reprises, et dès 1949, décrit les principales associations de savanes qui couvrent certains sols compacts et appauvris, plus ou moins ondulés du Bas-Congo, et qui forment les principaux chaînons de ce que nous avons appelé la catena des Makanga.

En de nombreuses régions du Bas-Congo, les schistes et les calcaires portent un sol de structure assez complexe, dont les horizons sont les suivants :

- 1) 1 à quelques mètres de limon jaune ou rougeâtre, très argileux, recouvrant le pays comme d'un manteau.
- 2) 0,5 à quelques mètres de grenaille limonitique, avec au-dessus ou en dessous un lit de débris de quartz ou de galets roulés.
- 3) terre sablo-argileuse profonde, rouge, résultant de l'altération de la roche-mère.

Ce sol est plus ou moins modifié ou érodé en fonction de la topographie du terrain, laquelle fixe, de ce fait, la répartition des groupements de savanes en caténas absolument typiques.

---

(\*) Étude effectuée avec l'aide d'un subside de l'Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique centrale (I.R.S.A.C.) qui a permis à son auteur de séjourner quelque temps au British Museum, et d'y étudier les types d'*Usnea* de l'Afrique du Sud.

Sur les terres argileuses, fraîches, de certaines plaines étendues et des fonds de vallons, domine la savane haute à *Bridelia ferruginea*-*Sarcocephalus esculentus*-*Hyparrhenia diplandra* ; les Graminées (principalement de grands *Hyparrhenia* et de grandes Panicées), y sont extrêmement denses et robustes ; seules quelques Dicotylédones de haute taille peuvent supporter leur concurrence : *Eriosema psoraleoides*, *Pseudarthria Hookeri*, *Tephrosia elegans*, *Lippia adoensis* ; les arbustes les plus caractéristiques sont, en plus des deux précités : *Strychnos Lokua*, *Bauhinia Thonningii*, *Entada abyssinica* ; la vocation forestière de cette savane est peu nette, cependant elle évolue fréquemment en bosquets clairs de *Cussonia angolensis* et *Erythrina tomentosa* var. *suberifera*. La strate herbacée peut changer en fonction du mode de traitement du sol : stade fugace à *Imperata* sur cultures récemment abandonnées, strate très élevée de *Pennisetum Bentharii* dans certains fonds frais.

Sur les sommets et au bas des pentes, à sol moins tassé et plus sablonneux (lessivage des particules fines), la végétation est constituée par une savane arbustive verdoyante à *Syzygium macrocarpum* et Graminées diverses assez courtes mais assez denses ; il est difficile d'attribuer une dominance ; sont mélangées en proportions sensiblement égales : *Loudetia arundinacea*, *Andropogon schirensis*, *A. pseudapricus*, *Brachiaria brizantha*, *Panicum phragmitoides*, *P. fulgens*, *Hyparrhenia Ruprechtii*, *H. diplandra*. A ces Graminées, sont mélangées de nombreuses espèces de Dicotylédones parmi lesquelles il convient de citer un certain nombre de Légumineuses érigées (ex. : *Eriosema glomeratum*, *Desmodium dimorphum*, *Tephrosia barbiger*) ou lianeuses (ex. : *Dolichos occidentalis*).

Les *Syzygium* dominant, et fixent la physionomie du groupement par leur port, par la densité et l'épaisseur de leur feuillage d'un vert sombre et brillant ; ils sont accompagnés, dans la strate arbustive par quelques arbustes clairsemés à feuillage léger, parmi lesquels *Crossopteryx africana*, *Hymenocardia acida* et *Maprounea africana* sont les plus fréquents.

Sur les sommets peu étendus et surtout sur les pentes, le limon éluvial devient compact et dénudé ; il est plus ou moins entraîné dans les fonds par l'eau de pluie, malgré une tentative de fixation par les Cyanophycées (*Schizothrix purpurascens*, *Stigonema* div. sp.) et par un Lichen crustacé du genre *Diploschistes*, dont le thalle forme sur le sol rougeâtre de larges rosettes grises.

La pente, à sol décapé en gradins (Makanga), offre le milieu le plus xérique : sol compact, dur comme pierre en surface, sur lequel l'eau ruisselle au lieu de s'infiltrer ; ici, se développe typiquement une savane steppique faiblement arbustive à *Crossopteryx africana* (accompagné d'*Hymenocardia acida* en proportion variable mais toujours rabougri et de vitalité réduite) ; ces arbustes sont plus ou moins déchaussés par le décapage du sol. Les Graminées forment des cespites courtes isolées ; elles sont en général à feuilles étroites, très poilues ; la couleur de la végétation est grisâtre, et ce grisâtre alterne avec les plages rougeâtres correspondant aux gradins à sol dénudé. Certaines des Graminées du groupement verdoyant du sommet se retrouvent ici, mais leur taille est plus courte : *Andropogon schirensis* (souvent dominant), *A. pseudapricus*, *Loudetia arundinacea*, *Panicum phragmitoides* ; à ces

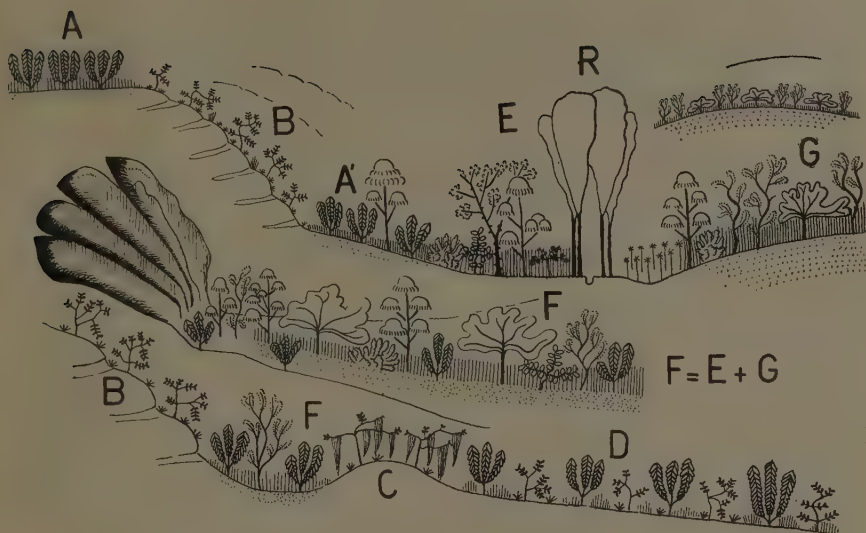


FIG. 1. — Schéma des rapports entre la topographie, la nature du sol, et la végétation, dans la région de Ngindinga. (sols sablonneux en pointillé).

1° A gauche de la rivière R, catena des Makanga sur sol lourd (limon sur arkose).  
Complexe éluvial.

- A : Savane à *Syzygium-Louvetia arundinacea-Andropogon* sur sol relativement léger.
- B : Décapage du limon superficiel en gradins : Association des Makanga à *Crossopteryx-Aristida-Cyanophycées*.
- C : Dénudation amenant la disparition des herbes et le déchaussement des racines des arbustes : *Crossopterygo-Usnetum*.
- D : Pente douce : Association à *Crossopteryx-Syzygium-Andropogon*. (= A + B).

Complexe colluvial.

- A' : Savane à *Syzygium-Louvetia-Andropogon* du bas des pentes, sur sol assez léger.

Complexe illuvial.

- E : Savane à *Bridelia-Sarcocephalus-Hyparrhenia diplandra*, sur alluvions argileuses fraîches de la vallée, avec *Strychnos Lokua*, *Cussonia angolensis*, *Erythrina tomentosa* var *suberifera* (*Cussonio-Sarcocephaletalia altherbosa*).
- F : Savane mixte à *Bridelia-Sarcocephalus* et *Hymenocardia-Dialium Englerianum*, sur sol argilo-sableux frais provenant d'un éboulement (= E + G).

2° A droite de la rivière R, sols sablonneux profonds résultant de la décomposition des grès.

- G : Savane sur sol léger à *Hymenocardia-Dialium Englerianum-Hyparrhenia diplandra*, avec *Burkea africana* et *Combretum Kwinkiti*. (*Combreto-Hymenocardieta altherbosa*).



espèces s'ajoutent en abondance *Aristida Dewildemanii*, *Ctenium Newtonii*, *Elyonurus Hensii*, *Schizachyrium semiberbe*, *Sporobolus Kaka*, *Trichopteryx fruticulosa*, espèces vraiment caractéristiques qu'on ne retrouve pas ou à peine dans les autres groupements de la catena. Ce sont des plantes steppiques xérophytiques cespiteuses, à feuilles s'enroulant par la sécheresse.

La savane à *Crossopteryx-Aristida* constitue une station de prédilection pour les espèces zambéziennes en progression vers le Nord ; c'est ainsi que dans la région de Ngidinga-Malele, la savane à *Crossopteryx* sur sol érodé limonitique ou pierreux passe à une savane à *Faurea saligna*, riche en *Protea petiolaris* et *Tristachya nodiglumis*.

La strate herbacée de la savane à *Crossopteryx-Aristida* est peu dense et peu élevée ; elle devient très clairsemée là où l'érosion met à nu la cuirasse limonitique et surtout à certaines ruptures de pente où la couche superficielle de limon est affouillée par la pluie en un chaos indescrivable de talus ou de tas de sédiments meubles séparés par des ravines où la limonite affleure ; les sédiments meubles, remués à chaque pluie, n'ont pas le temps d'être stabilisés par la végétation ; les efforts faits par *Trichopteryx fruticulosa* pour s'y fixer sont méritoires, mais en général inefficaces. Les arbustes (principalement *Hymenocardia acida* et *Crossopteryx africana*) sont déchaussés, et l'on voit traîner leurs racines sur le sol parfois sur plusieurs mètres de distance (de jeunes arbustes se différencient sur ces racines et réussissent à s'implanter dans le limon non encore décapé) ; leur port est misérable et leur état de santé très déficient.

La combinaison des deux facteurs :

Absence d'une strate herbacée importante, d'où manque d'aliment pour le feu de brousse.

Mauvaise santé des arbustes, d'où substrat favorable à l'établissement de Lichens épiphytes

permet le développement exubérant d'une végétation épiphyte d'*Usnées* barbes ; celles-ci envahissent de leurs longues chevelures vertes pendant jusqu'à terre les branches mal portantes des *Crossopteryx* et *Hymenocardia* rabougris et déchaussés qui sont à peu près les seuls arbustes capables de résister à des conditions si particulières (fig. 2).

Exposés ainsi à tous les vents et sans aucune protection contre le soleil, ces *Usnea* montrent, par leur développement luxuriant dans les endroits où ils se trouvent à l'abri du feu, que le climat du Bas-Congo est, malgré les trois à quatre mois de saisons sèches qui le caractérisent, plus humide, plus océanique qu'on ne le croit généralement ; ces Lichens sont l'indice d'un climax forestier. Leur relative rareté dans les forêts ou galeries forestières du Bas-Congo est due au fait qu'ils sont très héliophytes.

## 2. Le *Crossopterygo-Usnetum* (1) (tableau I ; fig. 2).

C'est donc une véritable association à *Crossopteryx* et *Usnea* qui apparaît dans les savanes du Bas-Congo, là où sont réalisées les conditions de milieu étudiées ci-dessus.

Cette association est bien caractérisée physionomiquement et floristiquement par les arbustes rabougris, déchaussés et à vitalité réduite (surtout *Hymenocardia acida* et *Crossopteryx africana*) aux branches desquels pendent les thalles barbus et vert clair d'*Usnea* sp. ; ces arbustes sont espacés sur un sol dénudé où poussent des cespites peu fournies et dispersées de Graminées xérophytiques ; à noter la bonne vitalité sur ce sol de *Vernonia potamophila*.

Le *Crossopterygo-Usnetum* résulte de la dégradation souvent chaotique du sol de l'association à *Crossopteryx-Andropogon pseudapricus-Aristida Dewildemanii*, dont elle n'est peut-être, phytosociologiquement parlant, qu'une sous-association.

Si on examine en détail les barbes d'*Usnea* pendant aux branches on constate qu'elles ne sont pas homogènes : les rameaux de plusieurs espèces distinctes s'y entremêlent.

En triant soigneusement les rameaux sous le binoculaire, nous avons pu reconnaître dans ces barbes 5 espèces distinctes, appartenant toutes à la section *Elongatae* MOT.

*Usnea goniodes* STIRTON var. *reagens* DE SMET et LAMBION.

*Usnea bakongoensis* DUVIGN. n. sp.

*Usnea Fernandiae* DUVIGN. n. sp.

*Usnea arguta* MOT.

*Usnea savanarum* DUVIGN. n. sp.

*Usnea goniodes* var. *reagens*, *U. arguta*, *U. bakongoensis* et *U. savanarum* semblent bien avoir au Congo belge leur maximum d'accumulation dans les savanes du Bas-Congo. On ne les a pas trouvées jusqu'ici autre part. Par contre *Usnea Fernandiae* existe aussi dans les Mabwati et forêts claires du Kwango.

Il est probable que ces espèces qui sont bien distinctes des nombreuses autres que l'on trouve sur les arbres des forêts ombrophytes de la cuvette congolaise et des montagnes de l'Est, et dont les affinités avec la flore du Cap sont indiscutables (*Usnea goniodes* type provient de l'Afrique du Sud ; *U. arguta* MOT. est à peine distinct de *U. distensa* STIRTON également de l'Afrique du Sud) se retrouveront plus au Sud lorsque des récoltes moins dispersées auront mieux fait connaître la flore lichénologique de l'Angola.

Nous les considérons comme des espèces australes en progression vers le Nord à la faveur de la dégradation de la végétation tropicale par l'homme, sous des climats à humidité atmosphérique relativement élevée, même en saison sèche. Le développement d'un certain endémisme n'est pas exclu.

---

(1) Ou *Crossopterygeto-Usnetum*.

TABLEAU I

	177	305	518	526	533	582	632
<b>Caractéristiques de l'Association (<i>Crossopterygo-Usnetum</i>)</b>							
Usnea goniodes var. reagens DESM. et LAMB.							
Usnea arguta MOT.							
Usnea bakongoensis DUVIGN.	3-3	+2	(3-2	2-2	3-3	2-2	1-2
Usnea Savanarum DUVIGN.	—	3-2	3-2	3-2	3-2	2-2	2-2
Vernonia potanophila KLATT	3-3	2-2	—	2-2	3-3	2-2	1-2
Usnea Fernandiae DUVIGN.	—	—	1-2	1-2	1-2	1-2	+2
	—	1-2	—	2-2	2-2	1-2	1-1
	—	2-2	(1-2)	—	—	—	—
<b>Caractéristiques de l'Alliance (<i>Crossopterygo-Andropogonion pseudaprica</i>) et de l'Ordre (<i>Andropogono-Crossopterygietales guineensis</i>)</b>							
Crossopteryx africana (T. WINTERB.) BAILL.							
Andropogon pseudapricus STAFF	2-2 <sup>0</sup>	2-2 <sup>0</sup>	2-2 <sup>0</sup>	3-2 <sup>0</sup>	1-1 <sup>0</sup>	2-2 <sup>0</sup>	1-1 <sup>0</sup>
Aristida Dewildemani HENR.	+2	1-2	1-2 <sup>0</sup>	1-2	2-2	1-2	+2
Syzygium guineense var. macrocarpum (A. CHEV.) AUBR.	1-2	1-2	—	+2	+2	—	+2
Sporobolus Kaka VANDERYST	—	—	—	—	+1	+1	—
Cassytha filiformis L.	—	—	—	+2	—	—	—
Schizothrix purpurascens (KUTZ.) GOM.	—	1-2	—	—	—	—	+2
Diploschistes sp.	—	1-2	—	—	—	—	2-2
	2-2	3-2	2-2	2-3	2-2	—	(+1)
	1-1	2-1	1-1	1-1	+1	—	—
<b>Caractéristiques de la Classe (<i>Combrato-Hymenocardieta al-therbosa</i>)</b>							
Hymenocardia acida TUL.	+0	2-2 <sup>0</sup>	+0	2-2 <sup>0</sup>	3-2 <sup>0</sup>	3-2 <sup>0</sup>	+0
Maprounea africana M.-A.	—	—	+0	1-1	1-1	+0	+0
Andropogon schirensis HOCHST.	—	+2	—	+2	—	+2	+2
Annona arenaria THONN.	—	+0	—	—	+0	+0	—
Loudetia arundinacea STEUD.	+2	+2	—	—	—	—	—
Strychnos pungens SOLERED.	+1 <sup>0</sup>	+1 <sup>0</sup>	—	—	—	—	1-2
Combretum psidioides var. Kwinkiti (DE WILD.)	+1 <sup>0</sup>	—	—	—	—	—	—
Strophanthus Welwitschii K. SCH.	+1 <sup>0</sup>	—	—	—	—	—	(+0)
<b>Compagnes.</b>							
Panicum pragmitoides STAFF	(+0)	+1	—	+2	1-2	+2	—
Tristachya fruticulosa CHIOV.	1-2	2-2	1-2	—	—	2-1	2-2
Dichrostachys glomerata (FORSK.) CHIOV.	—	—	—	—	1-2	—	2-2
Bridelia ferruginea BENTH.	—	+0	—	—	+0	—	—



FIG. 2. — Aperçu schématique et raccourci de la catena des Makanga dans la région entre Thysville et Tumba, montrant la position phytosociologique et dynamique du *Crossopterygo-Usnetum* (le pointillé représente le limon surmontant la grenaille limonitique).

Complexe éluvial.

A. Association des pentes faibles à *Annona-Vitex-Andropogon*.

B. Décapage du limon superficiel en gradins : association des Makanga à *Crossopteryx-Aristida*.

C. Affouillage maximum du limon : *Crossopterygo-Usnetum*.

D. Limon entièrement décapé, la grenaille limonitique affleure : association à *Syzygium macrocarpum*.

Complexe illuvial.

E. Savane des fonds argileux et frais à *Bridelia-Sarcocephalus-Hyparrhenia diplandra*.

#### TABLEAU I. — *Le Crossopterygo-Usnetum au Bas-Congo.*

(Les savanes guinéennes étant anthropiques, les espèces caractéristiques ne le sont que localement ; la plupart des espèces de ce tableau abondent naturellement dans les steppes ou forêts claires du domaine zambézien).

Les numéros sont ceux de nos relevés ; la plupart des espèces de chacun de ces relevés sont conservées dans des herbiers de référence portant les mêmes numéros.

- 518 : Corniche au sommet du Bangou à Kimpese, 16-3-1948. Sol raviné en voie de dénudation ; plus ou moins un mètre de limon rougeâtre. Aux endroits les plus dégradés d'une savane sur limon rouge à *Crossopteryx-Andropogon pseudapricus*.
- 305 : Ngombe Matadi, 6-2-1948. Stade le plus dégradé d'une savane à *Crossopteryx* sur sol décapé en surface ; trois mètres de limon sablonneux à structure parallélipédique en tuyau d'orgue.
- 177 : Bosse érodée à sol nu (limon rougeâtre) dans une catena des Makanga à Kimfilita, à 7 km à l'Ouest de Ngidinga, 31-1-1948 et 9-4-1948.
- 526 : Entre Tumba et Lukolela, 17-3-1948. Limon jaune raviné, sur éminences dans un paysage de savanes à *Annona-Vitex-Andropogon*.
- 533 : Kitobola, 17-3-1948. Plages à sol raviné (80 cm de limon rougeâtre sur grenaille limonitique) dans une savane à *Crossopteryx-Andropogon pseudapricus*.
- 582 : 10 km à l'Ouest de Thysville, 25-3-1948, sur limon rougeâtre affouillé, chaotique, à une rupture de pente dans la savane à *Annona-Vitex-Andropogon*.
- 632 : Pente à limon rougeâtre très érodé en gradins et dénudé aux environs de la grotte de Thysville, 4-4-1948.

L'examen des relevés du tableau I montre que la plupart des *Usnea* du *Crossopterygo-Usnetum* font preuve d'une constance remarquable. Ceci est dû au fait que la reproduction se fait par d'abondantes et minuscules sorédies isidiuleuses. La reproduction d'une barbe hétérogène se fait par une poussière hétérogène de sorédies, comprenant les germes des diverses espèces.

### 3. La fin du *Crossopterygo-Usnetum*.

Le *Crossopterygo-Usnetum* constitue le stade de végétation précédant le décapage complet du limon et la mise à nu totale de l'horizon de grenaille limonitique. Une fois celle-ci effectuée, on a à nouveau un sol ferme, très dur, composé en surface de plusieurs décimètres de grenaille limonitique compacte ; ce sol est néanmoins plus favorable au développement de la végétation que le précédent, et une savane steppique s'y réinstalle, qui est généralement l'association à *Annona-Vitex-Andropogon* sur les pentes faibles, l'association à *Syzygium-Andropogon* sur les pentes plus fortes.

Parfois, les ravines, se creusant de plus en plus, peuvent entamer l'horizon limonitique, lequel est comme la carcasse de la colline ; une fois cette cuirasse percée, l'eau attaque fortement l'horizon de terre tendre et rouge sous-jacent qui constitue le corps de la colline, et bientôt, de grosses masses de terre s'effondrent, créant un cirque d'érosion qui va dès lors s'étendre de plus en plus en progressant par les extrémités des ravines.

Dans le fond et sur les parois du cirque se produit ainsi un rajeunissement complet du profil ; une bonne terre fraîche, rouge et fertile affleure ; elle est vierge de toute végétation ; mais aussitôt, deux groupes de colonisateurs se la disputent : d'une part, le groupe de la savane guinéenne environnante, avec ses arbustes et hautes herbes, d'autre part le groupe de la forêt intermédiaire guinéenne représentée au début par des arbustes à grandes feuilles rosettées au bout des axes : *Musanga*, *Anthocleista*, *Vernonia*, etc...

Ainsi, le *Crossopterygo-Usnetum* peut être le point de départ d'un cirque d'érosion.

## II. DESCRIPTION SYSTÉMATIQUE DES *USNEA* A THALLE ALLONGÉ PENDULEUX DES SAVANES DU BAS-CONGO

Les 5 espèces reconnues appartiennent toutes à la section **Elongatae** Mot. En voici un tableau comparatif avec les sous-sections auxquelles elles appartiennent.

A. Axe hyalin compact, relativement mince ; thalle mou très flexible. Rameaux épais très anguleux ou même ailés, à angles souvent découpés en crêtes saillantes ; angles des ramifications très aplatis.

Subsect. **Goniodes** Mot. emend. DUVIGN.

x. P<sup>+</sup> orangé ; K<sup>+</sup> jaune orangé ; acides usnique, diffractique et salazinique  
.....I. *U. goniodes* var. *reagens*.



B. Axe hyalin compact, mince ; thalle mou et flexible. Rameaux très grêles subarrondis à surface plus ou moins décomposée tartareuse.

Subsect. **Longissimae** MOT.

x. P<sup>+</sup> rouge ; K<sup>+</sup> jaune rouge ; acides usnique et salazinique . . 5. *U. savanarum*.

C. Axe épais densément lacuneux, souvent fistuleux ou excavé, les lacunes jaunes ou brunes bourrées d'acide usnique ; thalle plus raide, assez cassant à l'état sec.

a) Rameaux, même les primaires, subarrondis, non anguleux.

Subsect. **Ceratinae** MOT.

b) Rameaux, tout au moins les primaires, anguleux, et généralement nettement diffractés.

Subsect. **Angulosae** DUVIGN. nov.

x. K<sup>+</sup> jaune → rouge ; P<sup>+</sup> rouge ; acides usnique et salazinique ; thalle souvent gris vert à rameaux robustes assez anguleux . . . . .

. . . . . 2. *U. bakongoensis*.

xx. K<sup>+</sup> jaune ; P<sup>+</sup> rouge ; acides usnique et ? ; thalle vert jaune à rameaux grêles non anguleux dans les 2/3 supérieurs . . . . . 4. *U. arguta*.

xxx. K<sup>-</sup> ; P<sup>+</sup> rouge ; acides usnique et diffractique ; thalle vert à rameaux robustes très anguleux sur toute leur longueur . . 3. *U. Fernandiae*.

# I. **Usnea goniodes** STIRTON.

STIRTON, *Scottish Natur.*, VI, 1881, 108 ; MOTYKA, *Lich. Gen. Usnea* Stud. Monogr. II, 1937, 396.

**var. reagens** DE SMET et LAMBION, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 85, 1952, p. 96.

*Thalle* épiphyte, pendant en longues torsades pouvant atteindre un mètre, vert jaune, ou parfois vert foncé, souple, à ramification subsympodiale. *Rameaux principaux* assez gros (1 à 3 mm d'épaisseur) subsimples, longuement et légèrement atténués à leur extrémité, nettement multi-anguleux, avec les angles très saillants, aigus, souvent en forme d'ailes longitudinales en général découpées en crêtes squamiformes ; l'extrémité aiguë des crêtes est plus ou moins décortiquée sorédieuse et porte souvent de petits tubercules, des isidiules ou des cils spinuleux ; la surface séparant les saillies et les crêtes est fortement concave, et souvent imprimée de fosses irrégulières ; elle est semée de minuscules tubercules plus ou moins albosorédieux à leur sommet, de papilles ou de spinules, irrégulièrement disposés ; *rameaux latéraux* perpendiculaires, assez nombreux, à croissance souvent limitée, mais pouvant parfois s'allonger, grossir, et constituer des ramifications du rameau principal, très anguleux et abondamment semés de tubercules, papilles, isidiules et cils ; le thalle est fortement aplati au niveau de ces ramifications : le rameau principal forme vers l'extérieur une coude, sur lequel s'insère longitudinalement une large plaque qui constitue la base du rameau secondaire. *Ramules* denses, ou rares chez certaines formes, de 5 à 15 mm, les plus longs à large base aplatie longitudinalement



(crête), plus ou moins ramifiés, albo-tuberculés et souvent hérissés de spinules, souvent aussi ciliés ; *cils* perpendiculaires localement très denses sur les rameaux. *Apothécies* inconnues.

*Axe* relativement mince (environ 40 % de la largeur totale du rameau), subhyalin brunâtre, avec quelques lacunes peu denses ; *médulle* épaisse assez dense. *Cortex* d'épaisseur très irrégulière.

#### *Réactions chimiques :*

Médulle et axe P<sup>+</sup> orangés ; K<sup>+</sup> lentement rouge. Ces réactions peu vives sont dues à la présence d'un faible pourcentage d'acide salazinique. En plus, le thalle contient un peu d'acide usnique et de grosses quantités d'acide diffractique. Le type de *U. goniodes*, provenant de l'Afrique du Sud, a des réactions parfaitement négatives de P et K. Ce pourquoi il est nécessaire d'élever les individus des savanes du Bas-Congo, qui ont ces réactions positives, au rang de var. *reagens*.

*Remarques.* Les structures de l'axe et de la moelle diffèrent nettement de celles des autres espèces de la sous-section *Goniodes* MOT. Il convient de réduire cette sous-section à la seule espèce *Usnea goniodes* STIRTON, et de placer les autres espèces dans une autre sous-section, les *Angulosae* par exemple (\*).

#### **Distribution géographique.**

La forme type semble fréquente en Afrique Australe ; elle est signalée par MOTYKA de plusieurs stations de l'Afrique du Sud, du Natal et du Transvaal ; elle remonte, en Afrique Orientale, jusque dans l'Usambara. Elle existe aussi à Madagascar (plusieurs spécimens dans l'herbier de Paris).

La var. *reagens* est extrêmement abondante dans les savanes du Bas-Congo et y semble localisée. Bien que des récoltes abondantes d'*Usnea* aient été faites dans la forêt équatoriale et dans les montagnes de l'Est, bien que nous ayons nous-mêmes porté une grande attention aux Usnées du Kwango et du Katanga, le résultat est absolument négatif en ce qui concerne la présence d'*Usnea goniodes* dans ces diverses régions.

Voici la distribution d'*Usnea goniodes* var. *reagens* au Bas-Congo : Malele, I-1948, DUVIGNEAUD 154 UI ; Ngidinga, I-1948, DUVIGNEAUD 177 UI ; Ngombe-Matadi, II-1948, DUVIGNEAUD 305 UI ; sommet du Bangu à Kimpese, III-1948, DUVIGNEAUD

---

(\*) On a alors :

Subsect. GONIODES MOT. emend. DUVIGN. : Axis sat tenuis, compactus, vix lacunosus, subhyalinus ; medulla crassa plus minusve laxa.

Typus : *Usnea goniodes* STIRTON..

Subsect. ANGULOSAE DUVIGN. (subsect. Goniodes MOT. pro max. parte) : Axis crassus, densissime lacunosus saepissimeque fistulosus aut excavatus, lacunis corpusculis luteis impletis ; medulla sat angusta densa vel densissima.

Typus : *Usnea gigas* MOT.

518 U<sub>1</sub> ; entre Tumba et Lukolela, III-1948, DUVIGNEAUD 526 U<sub>1</sub> ; Kitobola, III-1948, DUVIGNEAUD 533 U<sub>1</sub> (type) ; entre Thysville et Tumba, III-1948, DUVIGNEAUD 582 U<sub>1</sub> ; grotte de Thysville, IV-1948, DUVIGNEAUD 632 U<sub>1</sub> ; Tumba-Mani, IV-1948, DUVIGNEAUD 688 U<sub>1</sub>.

2. *Usnea bakongoensis* n. sp.

*Thallus* pendulus, ad 70 cm et ultra longus, rigidus, griseo-viridis, soredio-isidiolosus, semper sterilis. *Rami*, principue crassiores, magis undulato-crispati, 1-2 mm crassi, in magna parte longitudinis sat uniformes, sed ad apices plus minusve longe attenuati, dichotomiter ramosi, distincte angulati, transversim abundanter fracti, fracturis obtusis saepe latis et luteoroseis thallum regenerantibus, albo-tuberculati tuberculis in isidiulis mox evanescentibus efflorescentibus, principue ad margines fracturarum numerosis ; in partibus adultis basalibus saepe subteretibus, tuberculi albo-sorediosi dense vel densissime in totam superficiem sunt distributi. *Ramuli* crebri vel, evanescentes, rari, 0,5-1 cm longi, perpendiculares, apicibus incurvatis, longe attenuati, soredioso-tuberculati, sorediis saepe in isidiulis papilliformibus evolutis. Extremitates et rami secundarii laterales ramulosi et ciliati, sat distincte angulati.

*Apothecia* non visa.

*Axis* crassus, griseo-corneus, intus luteus, densissime lacunosus, in centro late excavatus, lacunis corpusculis luteis impleris ; *medulla* sat crassa et densa.

Medulla et axis K<sup>+</sup> lutescentes et dein sanguineo-rubescences, P<sup>+</sup> aurantiaco-rubescences ; axis I-.

Cette espèce est voisine de *U. Fernandiae*, dont on la distingue aisément par la réaction de KOH. (K- chez *U. Fernandiae*). Le thalle élabore de l'acide usnique et de grandes quantités d'acide salazinique (responsable des réactions K<sup>+</sup> et P<sup>+</sup>) que l'on met facilement en évidence par les cristaux fusiformes en forme de bateau de son anile avec l'o. toluidine.

*U. bakongoensis* est aussi fort voisin de *U. africana* MOT. ; n'en est peut-être qu'une variété. S'en distingue par la structure et la réaction à l'iode de l'axe.

C'est une espèce extraordinairement variable, dont la variabilité est encore à étudier. Certains thalles ont des extrémités très longues et très fines, d'autres ont des rameaux à peine ramuleux, les ramules étant rapidement caducs. On touche de cette façon à l'espèce *Usnea chloreoides* (VAIN.) MOT., qui est mal définie et certainement complexe, et devrait être revue.

**Distribution géographique.**

Congo belge : savanes du Bas-Congo.

Malele, I-1948, DUVIGNEAUD 154 U<sub>2</sub> ; Ngidinga, I-1948, DUVIGNEAUD 177 U<sub>2</sub> ; Ngombe-Matadi, II-1948, DUVIGNEAUD 305 U<sub>2</sub> ; entre Tumba et Lukolela, III-1948,

DUVIGNEAUD 526 U<sub>2</sub> ; Kitobola III-1948, DUVIGNEAUD 533 U<sub>2</sub> ; entre Thysville et Tumba, III-1948, DUVIGNEAUD 582 U<sub>2</sub> (type) ; grotte de Thysville, IV-1948, DUVIGNEAUD 632 U<sub>2</sub> ; Tumba-Mani, IV-1948, DUVIGNEAUD 688 U<sub>2</sub>.

3. *Usnea Fernandiae* n. sp. (\*).

*Thallus* pendulus, usque 70 cm et ultra longus, sat rigidus, griseo-viridis, sorëdio-isidiulosus, sat frequenter fertilis. *Rami* flexuosi, 1-2 mm crassi, in maxima parte longitudinis uniformes, ad apices sat breviter attenuati dichotomiter ramosi, distincte principue crassiores angulati, angulis paucè elevatis obtusisque corticatis aut tuberculis albis isidio-soredioso efflorescentibus non densis munitis, lateribus inter angulos planis vel laeviter convexis eosdem tuberculos dispersos ferentibus, transversim abundanter fracti, fracturis obtusis saepe latis et luteo-roseis thallum regenerantibus ; in partibus adultis paucè vel non angulatis tuberculi sorediosi sat regulariter in totam superficiem sunt distributi. *Ramuli* crebri, 1-2 cm, rarius usque ad 4 cm longi, patentes, apice incurvati, longe et regulariter subulatim attenuati, annulatim fracti, angustiores basi 0,2-0,3 mm lati laeviusculi, crassiores basi 0,5 mm lati plus minusve soredioso-tuberculati, sorediis saepe in isidiulis papilliformibus evolutis. Extremitates et rami secundarii laterales ramulosi et ciliati, angulati vel cylindrici.

*Apothecia* non rara, apice ramorum lateralium sita, sat magna, usque ad 1,5 cm lata ; excipulum laeve ; cilia marginalia pauca, nonnunquam nulla ; discus fere planus, subcaesio albidus.

*Axis* crassus, griseo-corneus, intus luteus, densissime lacunosus, in centro fistulosus, lacunis corpusculis luteis impletis ; *medulla* sat crassa et densa.

Medulla et axis K-, P+ aurantiaco-rubescens ; axis I- ; asci I+ coerulei.

Cette belle espèce à rameaux anguleux parsemés de tubercules blancs est apparentée à *Usnea africana* MOT., dont on la distingue immédiatement par la réaction de KOH (K+ rouge chez *U. africana*).

Le thalle élabore en abondance de l'acide diffractique et une certaine quantité d'acide usnique. Il élabore de plus une substance responsable de la réaction positive de la paraphénylène-diamine, substance que nous n'avons pu identifier jusqu'ici, mais que l'on peut caractériser par les oursins d'aiguilles plates qu'elle donne avec l'aniline et l'o.toluidine.

**Distribution géographique.**

Congo belge.

Savanes du Bas-Congo :

Ngombe-Matadi, II-1948, DUVIGNEAUD 305 U<sub>3</sub> (type) ; sommet du Bangu à Kimpese, III-1948, DUVIGNEAUD 501 U<sub>1</sub>, 502 U<sub>1</sub> et 518 U<sub>3</sub>.

---

(\*) Espèce dédiée à Madame Fernandë Bacq.

Forêts claires du Kwango :

Entre Popokabaka et Kenge, sur branches de *Marquesia macroura* et *Brachystegia spicaeformis*, V-1948, DUVIGNEAUD 843 UI et 844 UI.

#### 4. *Usnea arguta*

MOTYKA, Lich. Gen. *Usnea* Stud. Monogr. II, 1937, 406.

*Thalle* épiphyte pendant, atteignant 1 m de longueur, vert, vert jaune, ou gris vert, à ramification dichotomique subégale très espacée, à rameaux intriqués plus ou moins parallèles. Rameaux grêles, atteignant 1 mm de large à la base, mais longuement atténués sur la plus grande partie de leur longueur, le diamètre ne dépassant pas alors 0,5 à 0,7 mm, flexueux, cylindriques ou quelque peu déformés, abondamment fracturés transversalement ; les fractures s'élargissent et se remplissent d'une médulle compacte de régénération, qui forme des anneaux blanchâtres ou blanc verdâtres séparant les anneaux ou plaques cortiqués verts portant les ramules ; le rameau a de ce fait un aspect zébré transversalement de blanc et de vert ; ceci mène parfois à une surface subtartareuse qui rappelle celle des espèces de la section *Longissimae*.

Les parties de rameaux les plus âgées et les plus épaisses, situées vers la base du thalle, sont peu fracturées et couvertes d'un reticulum dense de tubercules sorediés blancs, saillants, évoluant souvent en isidiules papilleuses ; dans les parties plus jeunes des rameaux, les tubercules et isidiules sont moins denses, mais encore souvent abondants. *Ramules* nombreux, de longueur variable (0,5-2 cm), les courts mêlés aux longs, minces (largeur à la base 0,15-0,2 mm), longuement atténués, cortiqués, étroitement fracturés, les plus gros souvent munis, tout au moins à leur base, de tubercules étroits albo-soredieux, isidiulifères. *Cils* nombreux, mêlés aux ramules sur toute la longueur des rameaux. *Apothécies* inexistantes (des centaines de thalles, étudiés sur le terrain, ont toujours été trouvés stériles).

*Axe* épais (70 % de la largeur totale des rameaux), très lacuneux dans toute sa masse, fistuleux vers le centre qui n'est cependant pas excavé ; lacunes remplies de corpuscules brun jaune ; *médulle* dense peu épaisse ; *cortex* mince et d'épaisseur inégale. *Réactions chimiques* : Médulle : P+ rouge brique ; K+ jaune vif ; axe : P-, K-.

C'est l'espèce la plus abondante de l'Usnetum des savanes du Bas-Congo, et nous en avons récolté des centaines de spécimens, qui présentent bien tous les caractères ci-dessus énumérés, et notamment la réaction K+ jaune de la médulle. Dans la description princeps du type, que nous n'avons pas vu, mais qui provient de la région de Congo da Lemba, c'est-à-dire du centre même de la région par nous étudiée, MOTYKA considère cette réaction comme négative, mais il a probablement été frappé du fait que la teinte ne vire pas au rouge comme dans les autres espèces.

De fait, il ne s'agit pas ici de la présence de faibles quantités d'acide salazinique, mais bien de l'existence chez *U. arguta* d'un depside encore inconnu, dont DE SMET et LAMBION ont d'ailleurs pu fixer certaines caractéristiques.

### Distribution géographique.

Congo belge : savanes du Bas-Congo.

Congo da Lemba, GOLIAT (type de MOTYKA) ; Malele, I-1948, DUVIGNEAUD 154 U<sub>3</sub> ; Ngombe-Matadi, II-1948, DUVIGNEAUD 305 U<sub>4</sub> ; sommet du Bangu à Kimpese, III-1948, DUVIGNEAUD 518 U<sub>4</sub> ; rochers à Sojo (Matadi, frontière angolaise), III-1948, DUVIGNEAUD 420 U<sub>1</sub> ; entre Tumba et Lukolela, III-1948, DUVIGNEAUD 526 U<sub>3</sub> ; Kitobola, III-1948, DUVIGNEAUD 533 U<sub>3</sub> ; entre Thysville et Tumba, III-1948, DUVIGNEAUD 582 U<sub>3</sub> ; grotte de Thysville, IV-1948, DUVIGNEAUD 632 U<sub>3</sub> ; Tumba-Mani, IV-1948, DUVIGNEAUD 688 U<sub>3</sub>.

#### 5. *Usnea savanarum* n. sp.

*Thallus* pendulus filamentosus, ad 50 cm et ultra longus, sat mollis, griseo-viridis, soredio-isidiosus, nonumquam fertilis. *Rami* graciles, flexuoso-crispatuli, 0,5 mm crassi, in tota longitudine uniformes, sparse vel sparsissime ramosi, subteretes non compressi, cortice sat bene evoluto sed magis areolatim ruguloso-diffracto et plus minusve evanescente, superficie rudimentis corticis tecta, sed pro parte tartarea, farinacea et isidiis spinuliformibus numerosis munita. *Ramuli* crebri, 0,5-1 cm longi, perpendiculares, sed apicibus recurvati, longe attenuati, crassiores sat dense soredioso-tuberculati, isidiulis papilliformibus solitariis numerosis sed mox liberatis. *Apothecia* apice ramorum lateralium brevium sita, parvula, 0,3-0,4 cm lata ; excipulum sublaeve, lacunosulum ; cilia marginalia pauca, thallinis exacte similia ; discus albus.

*Axis* crassus, pallidus, intus luteo-hyalinus, solidus, nec fistulosus nec excavatus, iodo non reagens ; medulla densa sat tenuis.

Medulla et axis K<sup>+</sup> lutescentes et dein sanguineo-rubescences, P<sup>+</sup> aurantiaco-rubescences.

Par la structure compacte de l'axe, par son port ténu, cette espèce se range dans la sous-section *Longissimae* MOT. La surface des rameaux n'est toutefois pas aussi décortiquée que chez la plupart des espèces de cette sous-section ; des fragments de cortex souvent assez nombreux produisent un aspect de surface plus ou moins rugueux ; ils se mêlent à des plages blanches décortiquées, à des amas blanchâtres sorédiés, et l'ensemble est semé, souvent assez densément, d'isidies spinuleuses blanches.

Les réactions très positives de KOH et de P sont dues à la présence de quantités importantes d'acide salazinique. L'espèce élabore en outre de l'acide usnique.

### Distribution géographique.

Congo belge : savanes du Bas-Congo.

Sommet du Bangu à Kimpese, III-1948, DUVIGNEAUD 518 U<sub>5</sub> ; entre Tumba et



Lukolela, III-1948, DUVIGNEAUD 526 U<sub>4</sub> ; Kitobola, III-1948, DUVIGNEAUD 533 U<sub>4</sub> ; entre Thysville et Tumba, III-1948 ; DUVIGNEAUD 582 U<sub>4</sub> (type) ; grotte de Thysville, IV-1948, DUVIGNEAUD 632 U<sub>4</sub>.

### III. CONCLUSIONS

1. Dans les savanes arbustives sur sol lourd du Bas-Congo, on trouve en certains endroits une association particulière, où la savane est pratiquement réduite à sa strate arbustive ; il s'agit de sols en pente dont l'érosion latérale, en pleine activité aujourd'hui, décape ou affouille continuellement les couches superficielles ; sur ces sols constamment perturbés, la strate herbacée n'arrive pas à s'établir d'une manière importante ; les arbustes eux-mêmes (réduits presque essentiellement à *Hymenocardia acida* et *Crossopteryx africana*), constamment déchaussés, ne se maintiennent que grâce à une rusticité très grande, et grâce aussi au fait qu'ils peuvent se régénérer par leurs racines ; ils subissent néanmoins une perte importante de vitalité (taille réduite, rabougrissement), qui permet l'établissement sur leurs branches d'une végétation de Lichens fruticuleux et foliacés.

L'absence de strate herbacée, et par là l'absence d'aliment pour le feu de brousse met le groupement à l'abri de ce dernier. Les Lichens épiphytes peuvent se développer sans entrave. On constate que les Usnées barbues prennent rapidement le dessus ; elles constituent aux branches maigrichonnes et rabougries des arbustes une dense chevelure verte, dont les tresses dépassent souvent un mètre de longueur et finissent par traîner sur le sol. Il se constitue ainsi une véritable association à *Crossopteryx* et *Usnea* div. sp., le *Crossopterygo-Usnetum*, qui est souvent l'indice d'un prochain effondrement du sol sous forme de cirque d'érosion.

La présence, en plein soleil et en plein vent, de masses aussi considérables d'Usnées barbues aussi développées, est l'indice d'un climat à atmosphère relativement humide, même pendant les trois à quatre mois de saison sèche qui caractérisent le climat du Bas-Congo.

C'est à juste titre qu'AUBRÉVILLE en a fait un type de climat spécial, le climat angolais-bas-congolais, dont il dit : « la saison sèche, quoique longue et très aride (sans pluies), n'est pas écologiquement très sèche, puisque le déficit de saturation y est généralement petit ».

2. Les chevelures d'Usnées caractérisant le *Crossopterygo-Usnetum* sont hétérogènes : elles sont formées des rameaux entremêlés de cinq espèces distinctes :

*Usnea goniodes* var. *reagens* DE SMET et LAMBION.

*Usnea bakongoensis* DUVIGN. sp. nova.

*Usnea arguta* MOT.

*Usnea savanarum* DUVIGN. sp. nova.

*Usnea Fernandiae* DUVIGN. sp. nova.



Dans l'état actuel des connaissances lichénologiques africaines, c'est-à-dire avec une certaine réserve, on peut considérer qu'au Congo belge ces espèces n'existent que dans le Bas-Congo, et, probablement, comme *Usnea Fernandiae*, dans certaines forêts claires ou savanes du Kwango. Leurs affinités sont austro-africaines, et leur distribution actuelle (Afrique tropicale occidentale au Sud de l'Équateur) peut s'expliquer par une progression vers le Nord, à la faveur des déboisements et de la dégradation du climat, sous un climat à caractère plus ou moins océanique.

Université de Bruxelles  
Laboratoire de Botanique Systématique et  
de Phytogéographie.

---

#### BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale, Paris, 1949.  
DUVIGNEAUD P. — Voyage botanique au Congo belge à travers le Bas-Congo, le Kwango, le Kasai et le Katanga, de Banana à Kasenga, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **81**, 1949, 15-33.  
DUVIGNEAUD P. et SYMOENS J. J. — Observations sur la strate algale des formations herbeuses du Sud du Congo belge, *Lejeunia*, **13**, 1949, 67-89.  
DUVIGNEAUD P. — Le cas épineux des *Strychnos* à épines des formations herbeuses de l'Afrique tropicale, *Lejeunia*, **13**, 1949, 103-122.  
MOTYKA J. — Lichenum generis *Usnea* studium monographicum II, 1937.
-

# L'ALIMENTATION MINÉRALE DES VÉGÉTAUX

NOTE N° 3 (\*)

par **Marcel V. HOMÈS.**

*Professeur à l'Université de Bruxelles.*

De nombreux éléments sont nécessaires à la vie et leurs interactions sont très nombreuses : l'étude complète en est pratiquement impossible. Pour cette raison, les expérimentateurs ont porté leur attention sur certains rapports qu'ils considéraient comme particulièrement intéressants : telle l'influence du rapport K : Ca, et et tout particulièrement de celui qui règne entre l'azote, le phosphore et le potassium présents dans le milieu nutritif. Dans la note n° 2, nous avons montré que les proportions existant entre l'azote, le phosphore et le potassium ne peuvent pas être considérées, comme déterminant de façon nécessaire et suffisante la valeur d'un milieu nutritif minéral dans ses effets sur le développement des végétaux.

Dans la présente note, les éléments majeurs seront seuls pris en considération. Cela ne veut pas dire que nous sous-estimons l'importance à accorder aux éléments oligodynamiques, mais nous pensons avoir le droit de sérier le problème, de la façon que nous proposons, en raison du fait que les concentrations utiles des éléments oligodynamiques et des éléments majeurs sont d'ordre totalement différent ; il est donc difficile de les faire entrer dans un même équilibre avec la même précision. Nous comptons traiter ultérieurement, de façon distincte, le problème des éléments oligodynamiques.

Conformément aux indications données dans la première note, les proportions relatives seront étudiées en exprimant les concentrations en *milliéquivalents chimiques* et, d'autre part, en adoptant, comme principe simplificateur, le fait que les proportions utiles s'étudient séparément pour les équivalents positifs et pour les équivalents négatifs. Cette simplification n'implique pas a priori l'hypothèse que l'équi-

---

(\*) Cette note fait suite à la note 2 de la même série (*Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. 84, 101-122, déc. 1951) ; Une note suivante continuera la série. Ces travaux, dans leur base expérimentale, ont été subventionnés par l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture (I.R.S.I.A.).

libre des anions soit sans influence sur celui des cations mais seulement qu'il existe là deux actions distinctes.

*Expérimentation empirique basée sur la recherche des proportions les plus favorables entre tous les éléments majeurs groupés en deux catégories.*

L'étude des interactions entre éléments nutritifs repose sur l'importance des concentrations relatives pour un même total général ; elle rend donc superflue l'expérimentation factorielle complète. En effet, si deux niveaux de concentration sont admis pour chacun des constituants, un certain nombre de combinaisons se trouvent exclues puisque la somme des concentrations doit faire toujours un même total.

Le principe de l'expérimentation est donc le suivant : les milieux minéraux sont conçus de façon à ce que, pour un total de cent équivalents chimiques, il se trouve entre les ions  $\text{NO}_3$ ,  $\text{SO}_4$  et  $\text{PO}_4$ , des proportions variables. Un raisonnement analogue se tient pour l'ensemble des ions K, Ca et Mg. Ces proportions variables déterminent un nombre de combinaisons expérimentales que nous appelons les *combinaisons anionique*, d'une part, et les *combinaisons cationiques*, d'autre part. En pratique, on les réalisera en mélangeant entre elles des solutions de normalité convenable, soit d'acides, soit de bases. Un milieu nutritif complet se réalisera en mélangeant l'une des combinaisons anioniques et l'une des combinaisons cationiques. On obtient ainsi une *combinaison saline* complexe qui correspond toujours à la même normalité générale, c'est-à-dire qui contient toujours le même nombre d'équivalents chimiques, mais où les proportions des ions de signe + ou des ions de signe - varient systématiquement, le total des uns étant, d'une façon générale, constant comme le total des autres.

Un cas particulier se pose pour les phosphates, certains auteurs estimant que seul l'ion  $\text{H}_2\text{PO}_4$  est assimilable et que la teneur du milieu nutritif en phosphate doit être exprimée par cette forme. En réalité, il importe peu que l'ion choisi pour la définition des proportions soit l'ion  $\text{PO}_4$  ou l'ion  $\text{H}_2\text{PO}_4$ . Évidemment, les proportions relatives sont différentes dans ces deux cas pour une même quantité de phosphore, mais, pourvu que l'on s'en tienne toujours à une même convention, on déterminera de façon aussi bonne l'optimum, dans un cas comme dans l'autre. Les solutions étant ainsi constituées, il suffit d'établir la dose à appliquer et de choisir le système matériel d'expérimentation (culture en liquide, sur sable, etc.). Le but des présentes notes étant la discussion des problèmes d'ordre théorique, nous ne décrivons pas en détail la technique opératoire. Celle-ci sera éventuellement décrite en des notes spéciales relatives aux différentes expériences réalisées et nous citons, à titre d'exemple, l'expérience sur le Palmier à Huile, dont le compte rendu a été publié dans les mémoires de l'INÉAC (1). Disons seulement que, sur le principe

---

(1) M. HOMES, L'Alimentation Minérale du Palmier à Huile, *Inéac*, Série Scientifique, n° 39, 1949.

général qui vient d'être établi, on constituera un nombre indéfini d'expériences suivant les proportions effectivement choisies pour les ions entrant dans la composition du milieu nutritif.

L'expérimentation non factorielle ainsi réalisée comporte, dans une première étape, trois combinaisons cationiques et trois combinaisons anioniques, c'est-à-dire un total de neuf combinaisons salines, soit neuf traitements expérimentaux. Il est bien évident qu'avec un nombre aussi restreint de traitements, on ne peut pas espérer déterminer, du premier abord, un milieu nutritif qui soit réellement le meilleur. On pourrait y parvenir en multipliant les combinaisons cationiques et anioniques mais, le nombre de traitements expérimentaux étant le produit de ces deux nombres, on arrive très rapidement à des impossibilités matérielles. Nous avons pensé pouvoir fragmenter l'expérience en deux périodes l'une comportant les neuf traitements expérimentaux que nous venons de signaler et la seconde cherchant à déterminer, au voisinage de la meilleure combinaison obtenue dans la première expérience, la composition de la formule réellement optimum. Cette manière de faire est légitime, à la condition d'admettre que les proportions relatives des ions positifs ou négatifs puissent effectivement déterminer un optimum, car, dans ce cas, l'ensemble des points représentatifs des rendements les meilleurs se trouvent tous groupés aux environs d'une même composition anionique ou d'une même composition cationique. Les rendements sont d'autant plus mauvais qu'on s'écarte de cette zone dans quelque direction que ce soit. Si, au contraire, les rendements bons et mauvais se trouvaient répartis au hasard parmi les combinaisons anioniques ou cationiques, il n'y aurait pas d'autre solution à la recherche de la combinaison la meilleure que la méthode empirique détaillée. C'est d'ailleurs, là, la pierre d'achoppement de l'étude basée sur l'équilibre N-P-K.

La suite des expériences a amplement confirmé cette condition importante de l'expérimentation, à savoir : l'existence d'un optimum réel lié aux proportions relatives des ions positifs ou des ions négatifs et des preuves s'en trouvent d'autre part dans la littérature. Nous y reviendrons plus loin.

Nous exposerons ici les données relatives à deux expériences, l'une conduite sur le Palmier à huile, l'autre conduite sur le Cacaoyer, toutes deux réalisées à la station expérimentale de l'INÉAC à Yangambi, en partie en collaboration avec les agents de cette institution. Dans l'ensemble des données nombreuses que ces expériences ont fournies, nous ne prenons qu'un exemple, celui qui se rapporte aux rendements pondéraux exprimés en poids frais. Nous ne donnons d'ailleurs, dans l'exemple cité ici, que les valeurs relatives, c'est-à-dire les rendements obtenus dans chaque traitement en pour-cent de la moyenne de l'ensemble des rendements obtenus. Pour plus de détails, nous renvoyons aux publications complètes de l'INÉAC (1).

---

(1) Publication sur le Palmier à huile déjà citée et publication sur le Cacaoyer à paraître prochainement.

EXPÉRIMENTATION SUR ELAEIS GUINEENSIS. (Palmier à huile)

La constitution des combinaisons anioniques et cationiques est donnée par le tableau I.

TABLEAU I.

Combinaisons anioniques				Combinaisons cationiques			
Symboles	Équivalents en % du total			Symboles	Équivalents en % du total		
	NO <sup>3</sup>	SO <sup>4</sup>	PO <sup>4</sup>		K	Ca	Mg
N	60	20	20	K	68	23	9
S	20	60	20	Ca	23	68	9
P	20	20	60	Mg	31	31	38

Les valeurs relatives des rendements pondéraux obtenues dans cette expérience sont données par le tableau n° II.

TABLEAU II.

*Rendement pondéraux en pour-cent de la moyenne.*

Le rendement de chaque combinaison saline se trouve à l'intersection de la colonne et de la ligne portant le symbole de la combinaison ionique entrant dans sa constitution.

	N	S	P
K	103	95	83
Ca	108	96	80
Mg	119	102	114

Le tableau II fait apparaître que le nombre le plus élevé de chaque colonne se trouve à la dernière ligne et que le nombre le plus élevé de chaque ligne se trouve dans la première colonne. Cela signifie que la meilleure combinaison anionique est toujours la même, quelle que soit la combinaison cationique qui la complète et, inversement, que la combinaison cationique la meilleure est toujours la même, quelle que soit la combinaison anionique qui la complète. On peut tirer de cette constatation la conclusion que les proportions des ions positifs et celle des ions négatifs qui déterminent l'optimum d'une formule sont indépendantes les unes des autres. La formule saline la meilleure est celle qui réunit les deux optima.

EXPÉRIMENTATION SUR LE CACAoyer.

La constitution des combinaisons ioniques est donnée par le tableau n° III.

TABLEAU III.

Combinaisons anioniques				Combinaisons cationiques			
Symboles	Équivalents en % du total			Symboles	Équivalents en % du total		
	NO <sup>3</sup>	SO <sup>4</sup>	PO <sup>4</sup>		K	Ca	Mg
N	60	20	20	K	60	20	20
S	20	60	20	Ca	20	60	20
P	20	20	60	Mg	20	20	60

Les résultats sont d'autre part donnés par le tableau IV qui les exprime en valeurs relatives par rapport à la moyenne des sujets traités.

TABLEAU IV.

	N	S	P
K	80	63	10
Ca	127	98	112
Mg	154	142	114

L'examen du tableau IV permet de tirer exactement les mêmes conclusions que celles qui se dégagent du tableau II. Elles les renforcent donc puisqu'elles s'appliquent à une autre espèce végétale et pour d'autres combinaisons cationiques. Nous pensons pouvoir conclure que les équilibres ioniques responsables de la détermination des optima de rendements sont bien indépendants l'un de l'autre. Cette conséquence est assez importante en ce qu'elle rend superflue la réalisation expérimentale de toutes les combinaisons salines que nous avons soumises à l'expérience puisqu'il suffit, pour déterminer l'optimum anionique, de faire varier les proportions des anions entre eux, quelle que soit la composition des cations et réciproquement. Il faut donc, pour fixer le nombre de traitements à soumettre à l'expérience, non pas multiplier le nombre des combinaisons anioniques par le nombre des combinaisons cationiques, mais bien, au contraire, les additionner en les complétant séparément par une combinaison de signe opposé judicieusement choisie. C'est là une très grande simplification expérimentale qui, en diminuant le nombre des traitements expérimentaux, augmente la précision ou bien laisse à l'expérimentateur la possibilité de choisir des points plus nombreux et de déterminer les optima avec plus de certitude.

C'est d'ailleurs ce qu'avaient admis à priori, notamment LYON, BEESON et BARRENTINE dans un travail de 1942 où ils avaient recherché de façon systématique l'optimum des anions et l'optimum des cations en complétant, dans chaque cas, les combinaisons variables par un mélange uniforme des ions de signe inverse, sans donner cependant de justification de cette manière de procéder. A la suite des expériences que nous résumons ici, nous constatons donc que cela est légitime et l'on peut considérer que les résultats de LYON, BEESON et BARRENTINE s'alignent sur la même méthode que celle que nous avons suivie ci-dessus ; ils peuvent donc être



pris en considération dans la discussion. Or, ces travaux, portant sur un grand nombre de variantes expérimentales, démontrent de façon très nette l'existence d'un optimum anionique et d'un optimum cationique. (\*).

Du paragraphe qui précède résulte donc la possibilité de simplifier la méthode expérimentale en limitant le nombre de traitements expérimentaux à l'addition du nombre de combinaisons cationiques et du nombre de combinaisons anioniques. Les expérimentations de ce genre, en raison même de leur plus grande simplicité, peuvent être aisément conduites sur plusieurs plantes à la fois. Dans les recherches de l'année 1951, nous avons, avec l'aide de plusieurs collaborateurs de l'Institut botanique, de Bruxelles, traité les plantes suivantes : Valériane, Tomate, Coton, Tabac, Laitue, Betterave, Avoine.

Pour toutes ces plantes, on a utilisé trois combinaisons anioniques et trois combinaisons cationiques, dans les cas où des milieux nutritifs à six éléments majeurs étaient étudiés, et quatre combinaisons de chaque type dans les cas où des milieux nutritifs à huit éléments étaient pris en considération.

Nous utilisons, comme dans le premier paragraphe, les symboles N, P, S, K, Ca, Mg, auxquels nous ajouterons, dans le dernier cas, Cl et Na. Les proportions relatives étant les mêmes pour toutes les plantes dans les expériences portant sur quatre ions, nous les résumons dans le tableau n° V. Pour les plantes où trois éléments de chaque signe ont été pris en considération, les proportions des constituants sont les mêmes que dans l'étude du Cacaoyer (voir tableau n° III).

Le mélange d'ions de signe inverse destiné à compléter la combinaison saline est formé, dans toutes les expériences dont il est question dans ce paragraphe, d'un mélange à proportions égales de tous les constituants.

TABLEAU V.  
EXPÉRIENCE SUR NICOTIANA TABACUM.

Désignation du traitement	Proportions pour un total de 100 équivalents chimiques négatifs				Proportions pour un total de 100 équivalents chimiques positifs			
	NO <sup>3</sup>	SO <sup>4</sup>	PO <sup>4</sup>	Cl	K	Ca	Mg	Na
N	55	15	15	15	25	35	25	15
S	15	55	15	15	25	35	25	15
P	15	15	55	15	25	35	25	15
Cl	15	15	15	55	25	35	25	15
K	30	25	30	15	55	15	15	15
Ca	30	25	30	15	15	55	15	15
Mg	30	25	30	15	15	15	55	15
Na	30	25	30	15	15	15	15	55

(\*) LYON, C. B., BEESON, K. C., BARRENTINE, M. Macroelement nutrition of the Tomato plant as correlated with fruit-fullness and occurrence of blossom-end rot. *Bot. Gaz.*, 103, 651, 1942.

Dans l'étude des résultats, les combinaisons salines ne sont plus jamais désignées que par une seule lettre ; elle correspond à la dominance de l'ion correspondant dans l'équilibre étudié, étant entendu que la combinaison saline est toujours complétée comme il vient d'être dit. Les résultats de l'expérience sont donnés dans le tableau n° VI où sont exprimés les rendements pondéraux relatifs pour chacune des plantes étudiées et, pour certaines d'entre elles, pour plusieurs parties de la plante.

TABLEAU VI. (1)

*Rendement pondéraux*  
en % de la moyenne de chaque expérience.  
(PF = poids frais, PS = poids sec)

Sujet de l'expérience	Partie de la plante	Traitements							
		N	S	P	Cl	K	Ca	Mg	Na
Valériane	total PS	91	87	95		116	90	121	
	racines PS	77	95	101		108	84	135	
Avoine	total PS	107	73	84		133	97	106	
	grain PS	112	74	80		123	102	109	
Tomate	fruits PF	107	92	101		100	111	89	
	total PF	132	82	71		101	94	120	
Betterave	racines PF	114	91	75		102	96	122	
	total PF	154	86	75	86	100	108	102	89
Tabac	feuilles PF	153	83	75	90	102	106	104	87
	total PF	141	85	67	61	110	112	111	113

L'examen de ce tableau fait apparaître, pour chacune des séries expérimentales, une formule cationique et une formule anionique supérieures aux autres. Conformément à la conclusion du paragraphe précédent, la meilleure formule nutritive résulterait de la combinaison saline obtenue en combinant la meilleure formule anionique avec la meilleure formule cationique.

Il ne faut toutefois pas s'exagérer le sens de cette dernière conclusion. En effet, la meilleure formule ionique de chaque signe est obtenue par comparaison de trois ou quatre traitements seulement. La meilleure de ces formules n'est donc pas nécessairement la meilleure de toutes les formules possibles et l'expérience ne peut être considérée comme terminée à ce stade. C'est alors que nous nous trouvons devant l'alternative suivante : ou bien réaliser d'emblée une expérience qui explore systématiquement toutes les possibilités par le recours à des combinaisons ioniques plus nombreuses, ou bien la fragmentation de l'expérience en deux étapes : une première étape, correspondant à celle que nous venons de résumer ici, fait apparaître la meilleure formule parmi les trois ou quatre soumises à l'essai ; une seconde

(\*) Extrait du rapport annuel de notre laboratoire à l'I.R.S.I.A. (données inédites).

étape, de même caractère empirique envisagerait des solutions de compositions voisines de cette meilleure solution, afin de déterminer avec plus de précision la composition optimum. Cette façon de procéder n'est naturellement légitime que pour autant que soit légitime l'hypothèse de base : à savoir que dans les combinaisons ioniques réalisables à partir de 3 ou 4 ions, il se dégage bien un réel optimum et que celui-ci ne soit par le fait du pur hasard. Nous pensons cette première conclusion suffisamment établie pour pouvoir justifier la méthode expérimentale constituée de deux phases : une phase d'approche basée sur la comparaison de trois ou quatre traitements et une phase de précision visant à déterminer l'optimum autour de la composition la meilleure trouvée dans la première phase.

Nous avons donc cité, à titre d'exemple, les données de la première phase de cette méthode empirique pour montrer combien en un temps relativement bref, il est possible d'obtenir facilement des données relatives à d'assez nombreuses plantes, ce qui constitue l'intérêt pratique de la méthode. Mais l'expérience, à ce stade, ne peut être considérée comme terminée et une seconde phase s'impose par conséquent. Elle est en cours actuellement.

Au stade actuel de l'avancement des travaux, les combinaisons salines les meilleures sont les suivantes :

Valériane	P-Mg
Avoine	N-K
Tomate	N-Ca
Betterave	N-Mg
Tabac	N-Ca
Laitue	N-Ca ou N-Na

¶ Ces résultats se différencient essentiellement de ceux qui concernent l'étude de l'équilibre N-P-K par une base physiologique plus saine (voir note 2), par la justification de l'existence d'un réel optimum lié aux concentrations relatives et par le fait que l'empirisme y est guidé par un principe directeur : l'indépendance des effets dus aux équilibres cationiques et anioniques. Ils se traduisent aussi par une importante simplification méthodologique qui permet un avancement plus rapide des recherches.

*Principes permettant d'éliminer de l'expérimentation son caractère empirique.*

La recherche d'une explication à l'existence d'un optimum vrai comporte l'admission que cet optimum est le résultat des interactions favorables, c'est-à-dire que, dans la formule optimum, tous les rapports partiels entre les concentrations d'éléments nutritifs présentent la meilleure valeur possible. Si nous considérons comme variable un couple d'éléments nutritifs entrant dans un groupe de même signe, par exemple K et Ca, nous savons qu'il existe dans un milieu nutritif le rapport optimum K/Ca en même temps qu'existent les rapports optima K/Mg, Mg/Ca, etc. Il faut donc imaginer que les corps en question entrent dans des phéno-

mènes physiques et physico-chimiques qui présentent un caractère variable suivant les proportions des deux constituants d'un de ces couples, caractères qui varient de telle façon qu'un optimum se présente pour une valeur définie de ce rapport et pour aucune autre. Étant donné que ces éléments chimiques sont également tous nécessaires à la vie, il faut encore que la propriété et l'ensemble des phénomènes liés à ces concentrations déterminent un rendement nul lorsque l'un quelconque des constituants chimiques se présente à la concentration zéro. En d'autres termes, la courbe exprimant les rendements en fonction des proportions des constituants d'un couple quelconque d'éléments nutritifs de même signe, doit être une courbe passant par zéro à ses deux extrémités et présentant une allure continue, caractérisée par la présence d'un maximum unique pour une valeur donnée du rapport de ses constituants.

Or, parmi les nombreuses données de LYON, BEESON et BARRENTINE, nous pouvons grouper celles qui correspondent aux variations d'un couple de constituants seulement. Par exemple, dans les formules où l'équilibre anionique est constant, nous choisirons celles qui comportent une même proportion de potassium, et où ne varient par conséquent plus que les proportions relatives de calcium et de magnésium. A partir de ces données, il nous est possible d'établir un graphique dans lequel nous exprimons le rendement en fonction des proportions relatives de deux constituants sujets à variation. Nous pouvons, dans les données de LYON, BEESON et BARRENTINE, trouver ainsi plusieurs groupes de traitements où, toutes autres choses égales d'ailleurs, varient seules les proportions relatives d'un couple d'ion. Nous constatons alors que tous les points expérimentaux ainsi obtenus peuvent dans chaque cas se placer effectivement de façon satisfaisante sur une courbe qui répond aux conditions que nous avons prescrites.

La seule exception est que, dans plusieurs de ces cas, les courbes ne passent pas par zéro à l'origine ; cela est dû au fait que LYON, BEESON et BARRENTINE n'ont pas soumis leurs plantes aux traitements différentiels dès le semis, mais après quelques semaines seulement, ce qui a comme conséquence de leur avoir fourni un stock de matières minérales et de leur avoir permis la vie dans un milieu en apparence privé de certains éléments. En réalisant une correction pour cette condition qui s'écarte de celles qui nous intéressent, la courbe présente effectivement le caractère requis. En particulier, c'est une courbe continue présentant un maximum. C'est ce que montre la figure 1 qui réunit des données de LYON, BEESON et BARRENTINE groupées de la façon que nous venons d'indiquer.

Nous devons d'autre part vérifier si les courbes expérimentales sont compatibles avec l'idée que l'optimum est uniquement fonction des *concentrations relatives*, lorsque deux éléments sont pris en considération. Pour cela, il suffit que nous groupions toutes les données expérimentales disponibles de façon à établir des diagrammes où sont portées, en abscisses, les proportions de deux constituants et, en ordonnées, les rendements. Les diagrammes relatifs à un même couple d'ions, mais obtenus à partir d'expériences où les concentrations totales de ces ions sont plus ou moins élevées, nous donnent une famille de courbes où l'optimum doit se trouver

à la même abscisse, si l'hypothèse est exacte. La confrontation des courbes tracées à partir des données expérimentales de LYON, BEESON et BARRENTINE dans la figure 2 nous montre qu'il en est bien ainsi.

On peut donc accepter comme satisfaisant un mécanisme qui corresponde à un phénomène manifestant un optimum lié uniquement aux proportions relatives des constituants. Nous envisageons, parmi les mécanismes susceptibles d'exprimer l'action directe d'un élément sur la croissance, la loi des masses, comme responsable de l'allure des phénomènes d'ordre chimique. Comme les phénomènes d'ordre chimique ne sont pas suffisants à expliquer l'intervention importante des ions métalliques dans la vie de la plante (éléments soit-disant « catalyseurs »), nous cherchons une hypothèse complémentaire qui puisse correspondre aux mêmes conditions. C'est ce que nous avons déjà envisagé dans la première note de cette série, en attribuant une importance particulière aux phénomènes de toxicité et en considérant que les proportions relatives des différents constituants du milieu minéral déterminent la toxicité plus ou moins grande de ce milieu par application des lois de l'antagonisme des ions. Partant alors de l'idée fort simple, qu'à l'état de toxicité minimum dans le milieu extérieur, correspond dans la cellule l'état le plus favorable à la réalisation des phénomènes métaboliques normaux, nous trouverons que les ions déterminent la croissance et le développement optimum de la plante dans la mesure où ils déterminent la constitution d'un milieu *physiologiquement balancé*.

Or, dans un travail antérieur (\*), nous avons proposé une explication des phénomènes d'antagonisme basée sur la sommation des phénomènes de toxicité et nous avons montré que, dans certaines conditions, la simple sommation des phénomènes de toxicité partielle pouvait expliquer le minimum de toxicité d'un mélange en proportions définies. L'intérêt de cette explication, rattachant l'action des ions aux phénomènes d'antagonisme, réside en ce que la constitution d'un mélange physiologiquement balancé est uniquement déterminée par les proportions relatives des constituants et non par la concentration absolue, ce qui est bien la condition que nous cherchions à rencontrer. En résumé, on peut considérer que le phénomène global de la croissance ou sa manifestation, le rendement, résulte de l'intervention simultanée des phénomènes chimiques conditionnés essentiellement par la loi des masses et de l'existence d'un état physico-chimique essentiellement déterminé par des phénomènes d'antagonisme. Ces conditions étant réunies, l'existence d'un maximum de rendement pour des proportions définies de deux constituants, les autres étant maintenus constants, se trouve vérifiée. Comme cela est conforme aux données d'expérience, l'explication peut au moins provisoirement être retenue.

Une conséquence importante de ces considérations apparaît dans les caractères des graphiques qui expriment le résultat des expériences. Envisageons, dans un but de simplification, l'étude portant sur la constitution d'un milieu minéral au point de vue des six éléments majeurs déjà cités : N, S, P, K, Ca, et Mg. Nous basant

---

(\*) Marcel V. L. HOMÈS, Toxicité, Antagonisme et Perméabilité. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. LXXIX, 1947, 9-26.



sur les déductions établies ci-dessus, nous étudierons séparément l'équilibre à respecter entre les constituants N, S, P, d'une part, et les constituants, K, Ca, Mg de l'autre. Enfin, désireux de n'étudier que les proportions relatives et de maintenir par conséquent la concentration globale constante, ces proportions seront établies pour un même total d'ions positifs ou négatifs. Il devient dès lors possible de représenter un mélange quelconque des trois ions qui nous intéressent par l'emploi du classique diagramme triangulaire. La figure 3 illustre ce mode de représentation. Le triangle se rapporte aux proportions relatives de K, Ca et Mg dans un milieu nutritif. Les points marqués 1, 2 et 3 représentent des combinaisons cationiques choisies pour l'expérience relative au Palmier à huile rappelée ci-dessus. Les points marqués A, B et C correspondent aux combinaisons cationiques choisies pour l'expérience portant sur le Cacao. La constitution d'un mélange représenté par l'un de ces points s'obtient en abaissant du point considéré les perpendiculaires sur les trois côtés du triangle. Les segments de droite ainsi déterminés sont proportionnels aux concentrations des trois ions étudiés.

L'emploi de ce diagramme triangulaire présente un autre intérêt. Ainsi, l'ensemble des points situés sur une parallèle à l'un des côtés du triangle constitue le lieu géométrique des points représentatifs de toutes les solutions ayant en commun la teneur en un élément donné, celui qui est représenté par le sommet opposé du triangle. Plusieurs droites parallèles tracées dans un tel triangle correspondent donc à des ensembles de solutions, où, dans chaque cas, la teneur en un élément est constante, alors que les deux autres varient (par exemple, Ca et Mg). Cela revient à dire qu'ils correspondent à des groupes d'expériences où les concentrations absolues de Ca + Mg sont différentes, mais où les proportions relatives de ces deux éléments subissent des changements de proportions allant de 0 à 100 % pour chacun d'eux. Or, d'après ce que nous venons de dire, sur chacune de ces droites parallèles se trouve un point, correspondant à la composition de la solution la mieux balancée au point de vue des deux éléments considérés, soit, dans la figure 4, sur la droite C D, le point B. Nous savons que la position de ce point B dépend uniquement de proportions relatives des deux constituants variables.

Sur une autre droite parallèle à la première, par exemple la droite E F sur la même figure, se trouve aussi un point correspondant au mélange à proportions optima. Ce point A divise la droite E F en segments proportionnels à ceux délimités sur la droite C D par le point B. Ceci est une conséquence inévitable du fait que la solution balancée dépend, non des concentrations absolues, mais des concentrations relatives. Une fois ce point bien établi, nous remarquons que A et B sont situés sur une droite passant par K, car, en effet, une telle droite partage toutes les parallèles au côté opposé en segments proportionnels. Cette droite porte le nom de céviennne. Donc, dans les diagrammes triangulaires, les points représentatifs des mélanges les plus favorables du point de vue des proportions entre Ca et Mg sont situés sur une même céviennne. Raisonnant de la même manière pour chacun des couples d'ions constituant le milieu nutritif, nous obtenons la figure 5 dans laquelle, à partir de chaque sommet, on a représenté la céviennne qui réunit



ainsi les milieux nutritifs les plus favorables au point de vue des proportions respectives, successivement de K-Ca, de Ca-Mg et de K-Mg. A l'intersection de ces trois céviennes, se trouve un point représentatif d'une solution qui, située sur ces trois céviennes, est à la fois la plus favorable au point de vue des trois interactions partielles que nous avons envisagées. Cette solution est donc la meilleure au point de vue des proportions à respecter entre l'ensemble des trois ions considérés en une fois.

Dans un travail antérieur, où nous avons étudié l'antagonisme au point de vue de ses conséquences sur la perméabilité cellulaire, nous étions aussi arrivé à l'idée que les proportions à respecter dans un mélange ternaire étaient celles où se trouvaient simultanément respectées les proportions les meilleures pour chacun des couples d'ions qui pouvaient y exister (\*).

Si l'on raisonne sur le triangle des anions comme nous venons de le faire pour le triangle des cations, on trouvera également un point constitué par l'intersection des céviennes optimum. Le mélange nutritif complet et le meilleur sera constitué par celui où sont représentées simultanément les proportions correspondant à ces intersections dans les deux triangles. Le contrôle expérimental de l'hypothèse explicative comporte la démonstration du fait que, sur les céviennes, doivent se trouver réunis tous les mélanges les plus favorables au point de vue des proportions existant entre deux éléments. Il faut, en outre, montrer que le mélange le meilleur au point de vue des proportions de trois éléments se trouve à l'intersection des céviennes. Les données de LYON, BEESON et BARRENTINE peuvent être utilisées avec succès à cette démonstration ainsi que le montrent les figures 6 et 7.

Une conséquence importante résulte encore de l'ensemble des hypothèses que nous venons de formuler et qui paraissent déjà en concordance suffisante avec l'expérience. Cette conséquence réside essentiellement en ce que les rendements s'établissent sur une courbe dont l'allure est conditionnée par des phénomènes définis et que, en conséquence, si un nombre suffisant de points de cette courbe est connu par l'expérience, tous les autres peuvent l'être par le calcul. Si donc, des points judicieusement choisis sont déterminés par l'expérience, il est possible de prévoir, sans l'avoir déterminé par empirisme, la composition du mélange correspondant à l'effet le meilleur. Cette conséquence est essentielle en ce qu'elle supprime complètement le caractère empirique de l'expérimentation, puisque celle-ci n'est plus destinée qu'à fournir un nombre défini de points de la courbe théorique.

L'intérêt pratique de cette conséquence se trouve renforcé par la possibilité qui existe de simplifier l'interprétation de la courbe expérimentale en procédant à la détermination du point optimum par une méthode graphique ou par un calcul approché. Pour arriver à cette fin, on assimile le début et la fin de la courbe expérimentale à des droites, elles-mêmes assimilables par approximation à des tangentes,

---

(\*) La perméabilité de la cellule végétale aux sels minéraux par Marcel V. HOMÈS, p. 463. — (p. 65 du tiré à part). *Archives de Biologie*, Tome XLVII, fasc. 3 : 399-498, 1936.

et l'abscisse du point d'intersection de ces droites est aussi celle du maximum de la courbe expérimentale, c'est-à-dire qu'elle correspond, par sa valeur, à la composition du mélange le meilleur. Enfin, dans la pratique, il suffit de deux points expérimentaux judicieusement choisis au voisinage des extrémités de la courbe expérimentale, pour tracer à partir de ces deux points des droites passant par l'origine et qui sont les droites assimilables aux tangentes (\*). En pratique, par conséquent, pour déterminer l'optimum des proportions relatives de deux corps, il suffit de deux expériences. De même, pour déterminer la composition la meilleure d'un mélange de trois éléments, il faut trois expériences fournissant trois points expérimentaux à placer dans le diagramme triangulaire habituel. A partir de ces valeurs on peut, soit par la méthode graphique, soit par un calcul de simples proportions, déterminer la composition du mélange le meilleur constitué par les trois éléments étudiés. En procédant de la même façon pour les mélanges anioniques et pour les mélanges cationiques, on utilise donc au total six traitements expérimentaux, pour déterminer d'emblée la composition du mélange complet le meilleur. Il va sans dire que si l'on étudie un milieu nutritif constitué de huit éléments majeurs au lieu de six, il faut un nombre correspondant, soit huit, de traitements expérimentaux.

Dans ce dernier cas, il n'est plus possible de recourir à la représentation graphique plane, comme le diagramme triangulaire, mais on peut utiliser un diagramme spatial, le tétraèdre. C'est ce que montre la figure 8, relative à l'expérience sur le Tabac, reprise au tableau 6.

Il peut paraître que les avantages pratiques qui découlent de ces considérations soient minimes, en raison de la complication des calculs nécessaires. Cela n'est en réalité qu'une illusion, car des considérations géométriques élémentaires permettent de dire que la composition du mélange le meilleur est celle où les éléments sont représentés dans des quantités proportionnelles au rendement obtenu dans les divers traitements expérimentaux qui viennent d'être précisés.

Ainsi, si nous reprenons l'exemple de l'expérience sur l'Avoine (grain), citée dans le tableau VI, nous avons donc trouvé des rendements qui sont proportionnels aux nombres suivants :

Traitement expérimental N	112
Traitement expérimental S	74
Traitement expérimental P	80
Traitement expérimental K	123
Traitement expérimental Ca	102
Traitement expérimental Mg	109

Le mélange nutritif le meilleur pour assurer un rendement en grain maximum pour l'Avoine est celui dans lequel les éléments N, S et P sont entre eux dans le

---

(\*) Ce point particulier est repris dans la note 4 de cette série.

rapport des chiffres 112 : 74 : 80, et les éléments K, Ca et Mg dans le rapport des nombres 123 : 102 : 109. Ce mélange optimum sera donc constitué comme suit :

Pour 100 milliéquivalents acides il y aura :

$$42 \text{ milliéquivalents } \text{NO}_3 \text{ (soit } \frac{112}{112 + 74 + 80} = \frac{112}{266} = 42)$$

$$28 \text{ milliéquivalents } \text{SO}_4 \text{ (soit } \frac{74}{266} = 28)$$

$$30 \text{ milliéquivalents } \text{PO}_4 \text{ (soit } \frac{80}{266} = 30).$$

Pour un total de 100 milliéquivalents alcalins il y aura :

$$37 \text{ milliéquivalents K (soit } \frac{123}{123 + 102 + 109} = \frac{123}{334} = 37).$$

$$30 \text{ milliéquivalents Ca (soit } \frac{102}{334} = 30).$$

$$33 \text{ milliéquivalents Mg (soit } \frac{109}{334} = 33).$$

Ce calcul est élémentaire, comme on le voit, mais il ne faut pas perdre de vue qu'il est approché. Dans les travaux en cours, nous espérons montrer dans quelle mesure cette approximation est légitime, mais il apparaît déjà que la variabilité individuelle normale des végétaux rend peu probable de pouvoir approcher de beaucoup plus près la valeur de la composition du milieu nutritif le meilleur. En résumé, celui-ci se déduit donc, avec une approximation suffisante, des résultats des six traitements expérimentaux.

Nous nous rendons parfaitement compte que, poussée jusqu'à ses dernières conséquences, à savoir la détermination par calcul d'un milieu optimum non soumis à l'expérience, la théorie peut paraître à certains trop audacieuse. Aussi, est-il nécessaire d'en vérifier l'application par la confrontation, en une seconde étape, du milieu supposé le meilleur avec les différentes solutions, ou certaines d'entre elles au moins, essayées au cours de la première phase expérimentale. Cette vérification est, à l'heure actuelle, en cours pour certaines plantes. Dès à présent, on l'a vu, nous avons pu utiliser les données expérimentales de LYON, BEESON et BARRENTINE à une première démonstration. Celle-ci a d'autant plus de poids que ces auteurs n'en avaient pas prévu l'utilisation à cette fin et n'en ont pas tiré de conclusions théoriques. Nous reviendrons éventuellement sur l'illustration numérique de ces conséquences.

# EXPLICATION DES FIGURES

FIG. 1. — (Construite sur les données de LYON, BEESON et BARRENTINE, *loc. cit.*). Courbe exprimant la production de fruits par plante, en grammes, pour des tomates cultivées dans des milieux où les proportions de calcium et de potassium varient suivant les valeurs indiquées en abscisses. Les valeurs exprimées par les ordonnées sont les productions en grammes telles qu'elles sont données dans le travail déjà cité de LYON, BEESON et BARRENTINE, en particulier dans la figure 7 de ce travail, page 658, dans les cases correspondant aux concentrations de 22 % de magnésium. L'objet de cette figure est de montrer l'allure générale d'une réelle courbe expérimentale, exprimant un phénomène de croissance ou de développement en fonction des proportions relatives de deux constituants du milieu nutritif appartenant à une même catégorie d'ions.

FIG. 2. — Cette figure comporte six graphiques correspondant chacun à une courbe expérimentale obtenue de la même façon que la courbe de la figure 1, à partir des données de LYON, BEESON et BARRENTINE, groupées de manière à faire apparaître l'effet des proportions relatives de calcium et de magnésium pour diverses concentrations de potassium.

On remarquera que ces courbes ne sont pas prolongées jusqu'au zéro aux extrémités. Cela est du, ainsi qu'il est expliqué dans le texte, à ce que certains chiffres de LYON, BEESON et BARRENTINE, relatifs à la production de fruits en l'absence totale de magnésium ou de calcium, ne sont pas nuls. Ceci s'explique par le fait que, dans ces expériences, les plantes avaient été cultivées pendant plusieurs semaines dans un milieu complet, avant d'être soumises au traitement différentiel ; il est donc resté, dans chaque plante, un stock de calcium ou de magnésium réutilisable éventuellement dans la suite. Cet effet de la quantité résiduaire de magnésium et de calcium peut être assez marqué lorsque, dans le traitement différentiel, la teneur du même corps est relativement basse. Il devient naturellement négligeable lorsque les teneurs sont plus élevées. C'est pourquoi on peut, vraisemblablement, considérer comme valables les chiffres de LYON, BEESON et BARRENTINE, pour les points expérimentaux, sauf pour le point zéro ou des points très voisins. Nous avons donc interrompu la courbe, tout en supposant que, si elle avait pu être prolongée, elle aurait atteint la valeur zéro aux deux extrémités de l'abscisse. On remarquera que, dans cette famille de courbes, le maximum indiqué par la flèche se trouve dans tous les cas à des valeurs extrêmement voisines en ce qui concerne les abscisses. Ces valeurs sont successivement pour les diverses courbes considérées du haut au bas de la figure : 30, 30, 28, 25, 25, 31 % de magnésium par rapport au total magnésium plus calcium.

FIG. 3. — Diagramme triangulaire dont les points représentent la composition des solutions en cations. Les points 1, 2 et 3 de cette figure correspondent aux solutions nutritives de l'expérience sur Elaeis et correspondent au tableau numéro 1. Les points A, B et C correspondent, de la même manière, à la composition des solutions de l'expérience sur Cacaoyer, reprises dans le tableau numéro 3.

FIG. 4. — Graphique montrant que les points B et A divisent les segments CD et EF en parties proportionnelles. Il en résulte que B et A se trouvent sur une céviénne correspondant au sommet K et dont le pied est G. G partage naturellement la base calcium-magnésium en parties proportionnelles aux segments délimités par les points A et B et représente un mélange binaire dans lequel seuls les ions calcium et magnésium sont présents.

FIG. 5. — Graphique représentant les trois céviénnes obtenues par le raisonnement qui permet de tracer la céviénne de la figure 4. A l'intersection de ces trois céviénnes se trouve le point O. Chaque céviénne correspondant aux proportions les plus favorables de deux des corps en présence, le point O, situé simultanément sur ces trois céviénnes, correspond à la solution où les proportions relatives des trois constituants Ca, K, Mg, sont les meilleures. Les valeurs utilisées pour dessiner ce graphique sont les valeurs expérimentales trouvées dans l'étude de l'alimentation minérale du Cacaoyer, étude citée dans le texte de cette note.

FIG. 6. — Graphique traçant les céviénnes optimales à partir des données expérimentales obtenues par LYON, BEESON et BARRENTINE. Dans ce graphique, la céviénne KB est obtenue

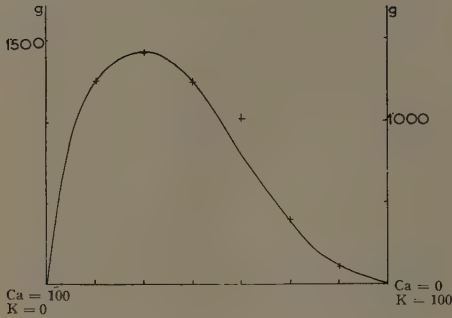


FIG. 1.

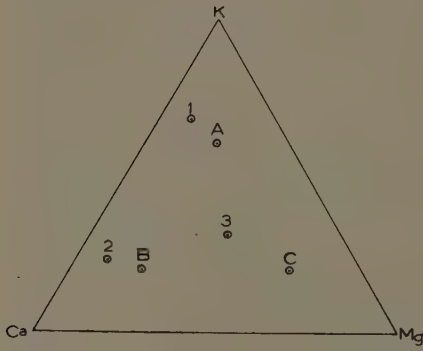


FIG. 3.

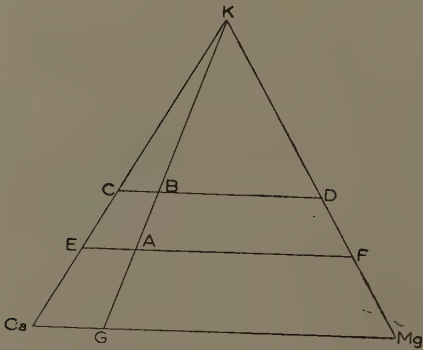


FIG. 4.

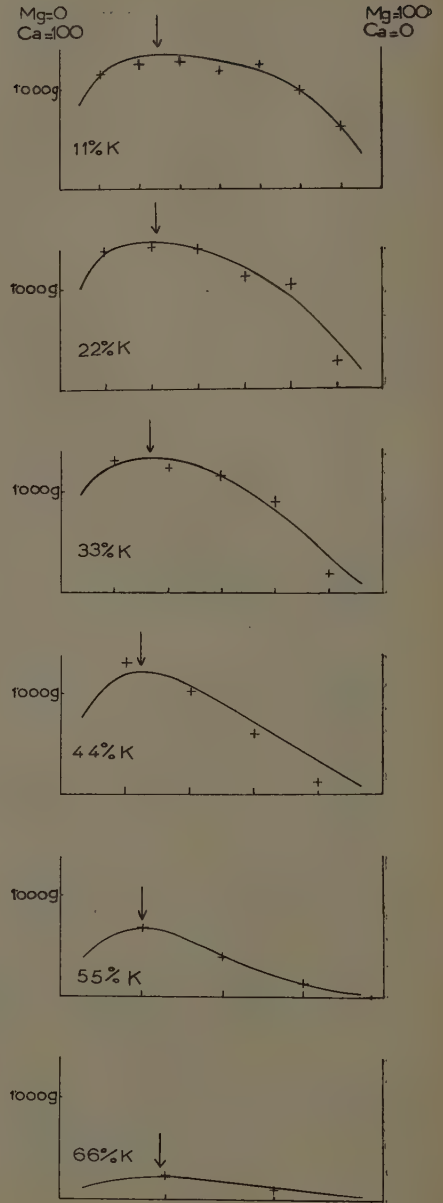


FIG. 2.



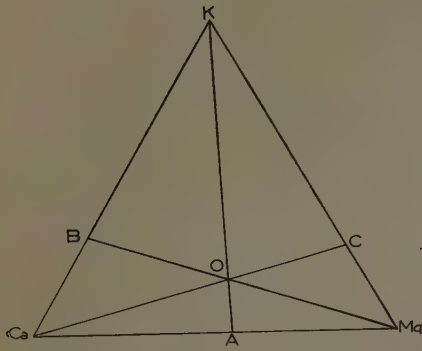


FIG. 5.

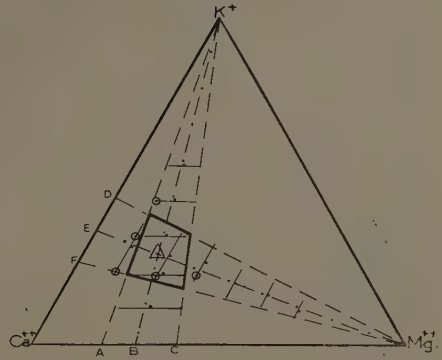


FIG. 6.

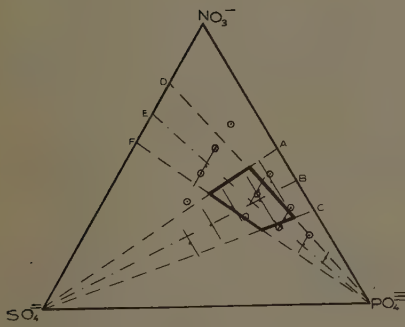


FIG. 7.

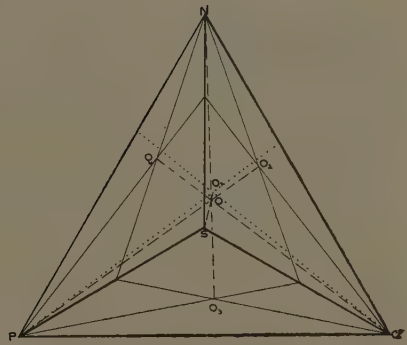


FIG. 8.

en posant dans le diagramme ternaire les points correspondant à la constitution des solutions les meilleures de chacun des graphiques de la figure. 2. Ces points sont donc, pour chacun de ces graphiques, ceux qui correspondent au maximum de la courbe. Le trait horizontal correspondant à chacun des points expérimentaux de la céviénne, exprime les limites de variabilité. Il est ainsi délimité sur le graphique, au lieu d'une simple céviénne, un triangle K'AC. La céviénne déduite des données expérimentales est donc représentée par le trait interrompu KB.

On a raisonné de même pour les valeurs expérimentales de LYON, BEESON et BARRENTINE, groupées de façon à faire apparaître l'effet des proportions optima K-Ca, et on a obtenu de cette façon le triangle MgDF qui donne la céviénne MgE. Pour alléger le graphique, on n'a pas représenté le troisième triangle et la troisième céviénne correspondant au sommet Ca. A l'intersection des deux céviennes expérimentalement trouvées : KD et MgE (où passerait également la troisième céviénne partant de Ca) se trouve le point, entouré d'un triangle, et que nous considérons par notre raisonnement comme devant être le point le meilleur. Le quadrilatère en trait, pleins donne la limite de la variabilité autour de ce point théorique, telle qu'elle résulte de la considération des deux céviennes tracées sur le graphique. Nous considérons donc par notre raisonnement le point d'intersection comme théoriquement le meilleur et la zone délimitée par le quadrilatère comme comprenant effectivement les points expérimentaux équivalents au point théoriquement le meilleur. Les points entourés d'un cercle sont ceux que LYON, BEESON et BARRENTINE considèrent comme délimitant la zone expérimentalement la meilleure. On remarquera que cette zone coïncide effectivement avec celle que nous délimitons par nos raisonnements.

FIG. 7. — Cette figure est conçue sur le même plan que la figure 6, mais concerne le triangle des compositions anioniques des solutions. La légende détaillée de la figure 6 peut donc, mutatis mutandis, s'appliquer à la figure 7. Il est toutefois à noter que ce graphique, obtenu comme le précédent en interprétant selon notre conception les données de LYON, BEESON et BARRENTINE, place les points expérimentaux de ces auteurs en des endroits du triangle différant de ceux qu'ils ont eux-mêmes fixés parce que l'ion phosphate que nous utilisons pour définir la composition des solutions nutritives est l'ion  $\text{PO}_4^{3-}$  et non l'ion  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ .

FIG. 8. — Projection horizontale d'un tétraèdre servant à la représentation de la composition chimique d'une solution dans laquelle quatre corps sont envisagés simultanément. Ce tétraèdre correspond à une expérience conduite sur le Tabac et peut contenir tous les points correspondant à la composition chimique des solutions au point de vue des anions (inédit). Il est à comparer dans son utilisation, au triangle de la figure 3 qui, lui, concerne les cations et se rapporte à une solution ne contenant que trois éléments à considérer en même temps. Dans le cas présent, le tétraèdre a été utilisé pour la représentation des céviennes optima, comme le triangle de la figure 5 l'a été dans le cas d'un mélange ternaire. Sur chaque face du tétraèdre ont ainsi été tracées les céviennes correspondant à l'un des mélanges ternaires suivants :

N-S-Cl ; N-S-P ; S-Cl-P ; N-P-Cl.

On a ainsi déterminé, sur chacune des faces, le point optimum correspondant aux mélanges ternaires particuliers représentés par cette face.

On a obtenu de cette façon les points  $O_1$ ,  $O_2$ ,  $O_3$ ,  $O_4$ , qui sont également représentés, comme les céviennes, en projection sur la figure 8. Enfin, à partir des points O, on a tracé les céviennes spatiales : N- $O_3$  ; P- $O_2$  ; Cl- $O_4$  ; S- $O_1$ . Ces quatre céviennes spatiales se coupent elles-mêmes en un même point, le point O, également représenté sur la projection horizontale. Ce point O correspond à la solution la meilleure au point de vue de la composition anionique de la solution complète. L'intérêt de la représentation du tétraèdre en projection horizontale sur un plan passant par une face, consiste en ce qu'il est possible d'utiliser directement la projection du tétraèdre pour la détermination graphique de la position des céviennes et des points optima. C'est ainsi que tous les points de ce graphique ont effectivement été tracés sur la projection horizontale et que la confirmation de la rencontre en un même point des céviennes spatiales se trouve nettement illustrée par ce diagramme.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Des conceptions qui viennent d'être exposées et des confirmations expérimentales qui en sont déjà acquises à l'heure actuelle, on peut tirer les conclusions suivantes :

### *Conclusions d'ordre théorique.*

La qualité d'un milieu nutritif est déterminée séparément par les proportions existant entre les ions positifs et par celles existant entre les ions négatifs. Dans l'un et l'autre cas, les proportions optimum sont la résultante de l'intervention de deux catégories de phénomènes différents : les uns correspondent aux synthèses et répondent en première approximation à l'application de la loi des masses ; les autres correspondent aux propriétés physico-chimiques du milieu intra-cellulaire et sont déterminées, au premier chef, par les phénomènes d'antagonisme existant entre les ions. Les ions positifs semblent être particulièrement actifs au point de vue des phénomènes d'antagonisme et les ions négatifs semblent participer de façon plus importante aux synthèses organiques. Il est donc vraisemblable que l'optimum des ions positifs est, avant tout, conditionné par l'antagonisme, bien que les phénomènes métaboliques ne puissent pas en être exclus et que, d'autre part, l'optimum correspondant aux ions négatifs soit essentiellement conditionné par la loi des masses, mais avec une modification plus ou moins importante, imposée par les phénomènes d'antagonisme qui existent également pour ces ions. On peut donner à cette conclusion une formulation mathématique qui est étudiée dans la quatrième note de cette série (\*).

Le mécanisme physico-chimique de l'action toxique et de l'antagonisme, non détaillé ici, reposerait essentiellement sur l'adsorption-désorption ; sur l'exosmose et l'endosmose ; sur la lyophilie du cytoplasme et son état d'agréation.

### *Conclusions d'ordre méthodologique.*

Dans la succession des méthodes susceptibles d'être utilisées pour déterminer les exigences optima d'un végétal au point de vue nutritif, on peut envisager les étapes suivantes :

#### a) EXPÉRIENCE DE CARACTÈRE EMPIRIQUE.

1. Les expériences portant sur l'effet de la concentration d'un seul corps dans le milieu nutritif ne sont pas intéressantes ; elles négligent le facteur important des interactions établi déjà implicitement depuis la loi de MITSCHERLICH.

2. L'étude des interactions, ainsi reconnues importantes, peut se faire par l'ex-

---

(\*) M. HOMÈS et G. VAN SCHOOR. L'alimentation minérale des végétaux. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* T. 85, p. 135, 1952, 4<sup>e</sup> note.

périmentation à base factorielle. Cette expérimentation, pour être conduite simultanément sur tous les éléments nécessaires à la vie, exige un développement qui la rend pratiquement irréalisable.

3. Devant l'impossibilité de l'application systématique de la méthode factorielle à l'ensemble des éléments nécessaires à la vie, on a admis la simplification selon laquelle la méthode est limitée aux éléments quantitativement les plus importants, c'est-à-dire N, P et K. Il est démontré que cette simplification n'est pas légitime (note 2, loc. cit.).

4. On peut contourner la même difficulté matérielle par un autre moyen. Il consiste à admettre que l'on peut étudier séparément les équilibres existant entre ions positifs et négatifs. Cette simplification a été démontrée légitime par nos expériences. L'optimum d'effet d'un mélange d'ions est pratiquement indépendant des proportions existant entre les ions de signe inverse.

5. Ceci établi, la méthode expérimentale empirique, destinée à la détermination du milieu optimum, n'exige plus un nombre de traitement constitué par le produit des combinaisons ioniques des deux signes différents mais bien par leur somme.

6. L'obtention, avec une précision suffisante, du résultat cherché peut s'obtenir, dans un cas comme dans l'autre, par la multiplicité des points expérimentaux, ou par la décomposition de l'expérience en deux phases dont la seconde précise les résultats de la première. Cette simplification est légitime puisque l'existence d'un optimum de proportions entre ions d'un signe donné est bien établie par l'expérience.

#### b) MÉTHODES DÉGAGÉES DE LA PRATIQUE EMPIRIQUE.

La détermination du rendement, dans un nombre réduit de traitements expérimentaux, correspondant à des points situés symétriquement dans les diagrammes représentatifs des combinaisons ioniques, rend possible, par un calcul élémentaire, la détermination approchée de la composition du mélange optimum pour ce groupe d'ions. La combinaison de ce renseignement concernant successivement les ions négatifs et positifs permet la détermination de la combinaison saline la meilleure, sans qu'elle ait été soumise elle-même à l'expérience. Dans l'état actuel, cette dernière conséquence mérite encore d'être soumise à la vérification expérimentale.

Le choix des points symétriques destinés au calcul exige une appréciation qui, en certains cas, peut être délicate. Il est donc recommandé de ne pas s'en tenir au nombre minimum de traitements expérimentaux (un par élément intervenant dans la constitution du milieu nutritif), mais d'en choisir un nombre plus élevé (par exemple deux), pour chaque élément nutritif, le total des traitements étant alors constitué de deux groupes où est respectée la condition de symétrie exprimée ci-dessus.

*Institut Botanique Léo Errera  
Université de Bruxelles.*

---

# L'ALIMENTATION MINÉRALE DES VÉGÉTAUX

NOTE N° 4

par

**Marcel V. HOMÈS**

et

**G. H. J. VAN SCHOOR**

*Professeur à l'Université de Bruxelles.*

*Assistante à l'Université de Bruxelles.*

## ÉTABLISSEMENT D'UNE FORMULE EXPRIMANT LA RELATION ENTRE LE RENDEMENT PONDÉRAL ET LA COMPOSITION DU MILIEU EXTÉRIEUR

La tentative d'exprimer, par une formule, la relation entre le développement d'un végétal et la composition du milieu nutritif dont il dispose est basée sur les principes établis dans la troisième note de cette série (1). Rappelons essentiellement que dans cette tentative on devra prendre en considération les éléments suivants.

1° Les éléments nutritifs envisagés sont ceux qui sont classiquement considérés comme nécessaires à la vie. En leur absence, le développement doit être nul. La formule que l'on tentera d'établir devra donc s'annuler, si l'on donne à l'un quelconque des éléments nutritifs une concentration égale à zéro.

2° Les éléments nutritifs participent, à des degrés divers, à des synthèses dans lesquelles ils jouent le rôle dit constructeur. A ce titre, les éléments ont des importances extrêmement variables. On sait, par exemple, que l'azote est un élément constructeur de toute première importance, alors que la participation de certains ions métalliques à de véritables réactions de synthèse n'est pas très apparente. Il est toutefois prudent de concevoir la formule de manière à ce que le rôle constructeur éventuel de tous les éléments puisse y être impliqué et que seule l'importance en varie.

---

(1) Alimentation minérale des végétaux par Marcel V. Homès, *Bull. Soc. Roy. de Bot.*, t. 85, p. 115 1952.



3<sup>o</sup> En dehors de leur rôle constructeur, les éléments nutritifs exercent certainement un effet très important par suite d'un mécanisme obscur qui a fait attribuer à ces éléments un rôle « catalyseur ». Dans la note n<sup>o</sup> 3, nous avons proposé une explication de ce rôle indépendant de l'effet constructeur : la participation de ces éléments à l'établissement d'un état physico-chimique qui définit la santé et qui est une fonction inverse de la toxicité des divers éléments pris isolément. A ce sujet aussi, les éléments ont des importances très variables : certains métaux sont à des doses encore faibles nettement toxiques, alors que d'autres éléments nutritifs ne manifestent leur toxicité qu'à des doses rarement rencontrées dans la nature.

Toujours dans un but de généralisation, la formule fera intervenir la notion de toxicité de façon égale pour tous les corps, l'importance de chacun à ce point de vue étant définie par la valeur que prennent, dans chaque cas particulier, les constantes caractéristiques de l'effet toxique.

Nous envisagerons successivement la façon dont le rôle constructeur et l'effet toxique peuvent s'exprimer par une relation mathématique.

#### EXPRESSION DU RÔLE CONSTRUCTEUR DES ÉLÉMENTS NUTRITIFS.

Nous exprimons par métabolisme, (terme pris dans son sens le plus large), l'ensemble des réactions de synthèse dont l'effet se traduit par le développement du végétal ou, si l'on préfère, par le rendement final d'une culture.

Ce métabolisme est donc constitué par la somme des réactions qui se passent simultanément dans une plante pour que s'élaborent tous ses constituants. On peut donc écrire :

$$M = M' + M'' + \dots \quad (1)$$

dans laquelle M représente le métabolisme global et M', M'', etc., chacune des réactions aboutissant à la construction des substances de la plante.

Lorsque la plante a acquis un développement donné, conditionné par son milieu extérieur, il existe des rapports entre les différentes masses de ses constituants. Ils définissent son état et on a

$$M' = k M'' \quad (2)$$

Il en va de même pour tous les constituants de la plante. Si l'on introduit cette remarque dans l'équation (1), celle-ci devient :

$$M = K M' \quad (3)$$

dans laquelle M et M' représentent les masses de matière formées en conséquence du métabolisme.

Dans cette relation, K comporte donc l'ensemble des rapports qui définissent la composition chimique de la plante, tout en permettant de ramener le métabolisme global, par assimilation, à une réaction chimique simple.

D'autre part, pour chacune des réactions comparables à la réaction (2), il existe

entre la quantité de matière synthétisée  $M'$  et la concentration des molécules qui interviennent dans sa synthèse et se trouvent à l'état libre dans la plante, une relation de la forme suivante :

$$M' = k_1 C_i^m \quad (4)$$

Dans cette formule  $k_1$  est une constante de proportionalité caractéristique de la réaction envisagée,  $C_i$  représente la concentration d'une particule nutritive présente dans le milieu cellulaire,  $m$  est l'exposant qui exprime l'ordre de la réaction, c'est-à-dire le nombre de particules intervenant simultanément dans cette réaction. Cet exposant  $m$  est nécessairement entier et, comme les réactions d'ordre élevé sont rares dans les phénomènes biologiques,  $m$  est probablement égal, le plus souvent, à l'unité.

Il existe, d'autre part, entre la concentration d'un groupement chimique à l'intérieur du végétal et sa concentration dans le milieu un rapport qui n'est pas une simple relation de proportionalité. Dans ce rapport, interviennent notamment les équilibres physico-chimiques du type des équilibres de DONNAN, ainsi que divers phénomènes relatifs à la perméabilité cellulaire. Sans préjuger de la part que chacun d'eux prend dans la détermination de l'équilibre, on peut résumer l'état final par une relation du type suivant :

$$C_i = k_2 C_e^n \quad (5)$$

Formule dans laquelle l'exposant  $n$  a une valeur quelconque résultant précisément de l'intervention plus ou moins grande des différents phénomènes qui déterminent l'état d'équilibre.

Combinant l'équation (5) et l'équation (4) on peut écrire :

$$M' = k_1 (k_2 C_e^n)^m \quad (6)$$

et, par simplification :

$$M' = K C_e^{n+m} = K C_e^a \quad (7)$$

Dans cette égalité, la constante  $K$  tient compte à la fois du caractère spécifique de la réaction chimique considérée comme du caractère particulier des relations des concentrations intérieures et extérieures entre elles, l'exposant  $a$  n'est plus un exposant entier parce qu'il tient compte à la fois de l'ordre de la réaction chimique et de l'intervention de phénomènes divers dans l'équilibre intérieur-extérieur.

Prenant alors en considération l'équation (3) et l'équation (7), on peut écrire finalement :

$$M' = k C_e^a \quad (8)$$

Dans cette dernière équation, la constante  $k$  résume à la fois les caractères que nous avons exprimés à propos de la formule (7) et le fait que le métabolisme global résulte du cours simultané de nombreuses réactions.

Cette formule, toutefois, ne tient compte que de l'influence de la concentration du milieu extérieur en un élément nutritif donné. Or, comme le milieu nutritif est complexe, chacun des éléments nutritifs peut entrer dans les réactions métaboliques.

Le métabolisme complexe peut donc être exprimé par une équation de la forme :

$$M = k_1 C_{e_1}^a \cdot k_2 C_{e_2}^b \dots k_n C_{e_n}^z \quad (9)$$

Cette dernière formule peut se simplifier, puisque toutes les constantes se multiplient les unes par les autres, en introduisant une constante générale :

$$M = k \cdot C_1^a \cdot C_2^b \dots C_n^z \quad (10)$$

Dans cette dernière formule, nous avons supprimé, par simplification, l'indice *e*. Il est entendu que nous ne parlons en dernière analyse que des concentrations dans le milieu extérieur, les seules qui soient accessibles à nos mesures.

Si nous voulons voir maintenant dans quelle mesure interviennent, non pas les concentrations proprement dites, mais les proportions des différents constituants dans la détermination de l'avancement des réactions métaboliques, nous devons, ainsi qu'il a été dit dans la note n° 3, ramener le total des concentrations à une même valeur et exprimer toutes les concentrations en valeurs relatives.

Nous avons vu, dans la note n° 3, que pour déterminer l'effet d'un milieu minéral sur le développement de la plante, on peut étudier successivement l'effet des proportions existant entre tous ces éléments, en groupant successivement tous les éléments par couples et, qu'à partir de ces valeurs, il est possible de déterminer l'effet global du milieu nutritif sur le métabolisme. Nous pouvons donc introduire dans l'équation le principe des concentrations relatives à propos d'un couple de constituants du milieu nutritif. Il est entendu qu'un raisonnement analogue se tiendrait pour tous les couples possibles. C'est à partir de ces effets différents que l'effet général du milieu nutritif peut être calculé par le principe des céviennes optima et que la constitution du milieu optimum peut être recherchée (\*).

Prenant donc en considération un couple de deux éléments nutritifs, la formule (10) devient :

$$M = k \cdot C_1^a \cdot C_2^b \quad (11)$$

Dans cette formule, l'expression des concentrations relatives se traduit par le remplacement de la valeur  $C_2$  par une nouvelle valeur qui est  $(100 - C_1)$ , le total des concentrations  $C_1$  et  $C_2$  étant ramené à 100.

$$M = k \cdot C_1^a \cdot (100 - C_1)^b \quad (12)$$

Dans ces conditions, la formule (12) devient :

$$M = k \cdot C^a \cdot (100 - C)^b \quad (13)$$

Dans cette dernière formule, nous avons supprimé l'indice devenu inutile, c'est-à-dire que la concentration exprimée par la lettre *C* est indifféremment la concentration en l'un des deux éléments qui interviennent dans le couple considéré.

La courbe correspondant à cette équation est une courbe présentant un maximum,

(\*) Note 3, *loc. cit.*

maximum qui est atteint lorsque les concentrations prennent la valeur suivante :

$$\frac{C}{100 - C} = \frac{a}{b} \quad (14)$$

En d'autres termes, c'est la valeur des exposants correspondant aux réactions du type (8), pour chacun des deux éléments du couple, qui détermine le rapport des concentrations pour lequel le métabolisme atteint son intensité maximum. La position de ce maximum par rapport aux proportions possibles des deux constituants du couple étant ainsi définie, il est clair que, si les exposants  $a$  et  $b$  sont égaux pour les deux éléments considérés, la position du maximum coïncide avec l'égalité des deux concentrations, c'est-à-dire pour  $C = 100 - C$ , ou encore  $C = 50$ . Le maximum de la courbe sera voisin de la concentration 50 %, à moins que les exposants ne soient très différents l'un de l'autre. A titre d'exemple, si le rapport  $\frac{a}{b} = 1,5$ , la concentration où le métabolisme présente son maximum, est la concentration de 60 %.

#### EXPRESSION DU RÔLE DIT « CATALYSEUR ».

Selon la conception développée dans les notes précédentes, et tout particulièrement dans la note 3, les éléments chimiques exercent une double action : ils participent à des réactions chimiques précises, effet qui est étudié au paragraphe précédent, et sont d'autre part responsables d'un état physico-chimique à la définition duquel tous peuvent prendre part de façon plus ou moins importante. C'est ce dernier rôle, plus marqué pour certains éléments que pour d'autres, qui correspond, selon nous, au rôle assez mystérieux compris dans l'expression « rôle catalyseur », terme dont nous avons souligné l'impropriété. La spécificité d'action des éléments présente donc un caractère qualitatif en ce sens qu'ils peuvent ou non réaliser telle réaction chimique, la substitution ne pouvant se faire dans un composé chimique, sans le modifier totalement. Elle présente, d'autre part, un caractère quantitatif en ce sens que tous agissent, mais de façon différente, sur les propriétés physico-chimiques de certains constituants cellulaires et que, en cela, des substitutions sont possibles en modifiant dans un même sens les dites propriétés. Là serait le rôle général des éléments chimiques (ou plutôt des ions), indépendamment de leur rôle métabolique.

L'état physico-chimique ainsi réalisé définit l'état de santé de la plante et l'action des ions, à ce point de vue, se ramène au mécanisme des effets toxiques généraux et des phénomènes d'antagonisme. Un milieu idéalement balancé (sensu OSTERHOUT) est le moins toxique, c'est-à-dire est responsable d'un état physico-chimique intracellulaire tel que tous les phénomènes de la vie, et notamment les réactions métaboliques, y sont à l'optimum.

Rappelons que, selon notre conception, le mécanisme essentiel, sinon unique, de l'effet toxique général, réside dans le remplacement des ions normalement présents sur les colloïdes cytoplasmiques par les ions contenus dans la solution responsable

de l'effet toxique. Ainsi, si un tissu est immergé dans une solution unisaline où domine, par conséquent de façon totale, un type d'ions, ceux-ci, après avoir pénétré dans la cellule, provoquent le déplacement des ions normalement fixés sur les colloïdes. Ces ions sont, pour une part, les ions qui équilibrent les valences des radicaux électro-négatifs, tels les ions des protéines, mais sont en grande partie des ions adsorbés sur les colloïdes.

Le phénomène par lequel l'ion nouvellement arrivé se substitue à ceux qui étaient normalement présents sur les colloïdes, est donc, en première approximation, conditionné par la loi de FREUNDLICH, c'est-à-dire par un phénomène de la forme :

$$t = k C^x \quad (15)$$

Dans cette formule, l'exposant  $x$  qui dans la loi de FREUNDLICH pure doit être inférieur à l'unité peut ici être légèrement supérieur ou même, par hasard, exactement égal à l'unité, puisque la loi de FREUNDLICH n'est pas la seule à intervenir dans cette substitution. D'après notre conception, la substitution ainsi produite a comme conséquence essentielle de modifier les propriétés d'imbibition des micelles cytoplasmiques et, par voie de conséquence, l'état de dispersion générale du cytoplasme ainsi que toutes les propriétés qui sont liées à cet état, et notamment les phénomènes de perméabilité cellulaire.

En résumé, une fois le corps entré dans la cellule, l'effet toxique qu'il y exerce est exprimé par une relation du type de la formule (15). Mais ici encore, entre la concentration du corps pénétré dans la cellule et la concentration à l'extérieur, existent des relations diverses auxquelles nous avons fait allusion à propos du rôle constructeur des éléments. Elles ont aussi comme conséquence de changer légèrement la valeur de la constante et de l'exposant.

Une fois le principe du mécanisme de l'action toxique ainsi posé, le second principe à prendre en considération suivant notre conception réside dans l'additivité des actions toxiques. Si plusieurs corps sont présents simultanément dans le milieu cellulaire, on peut considérer que l'action toxique générale  $T$  est la somme de toutes les actions toxiques partielles qu'exercent individuellement les corps présents dans le milieu extérieur. Cela veut dire que chacun, agissant principalement suivant les phénomènes d'adsorption au prorata de sa concentration relative et au prorata de ses propriétés particulières dans les phénomènes d'adsorption, va provoquer des substitutions qui se traduisent par un changement de l'état physico-chimique du cytoplasme, tantôt dans un sens pour l'un, tantôt dans un sens pour l'autre.

En résumé, cette action du milieu complexe pourra s'exprimer par la formule suivante :

$$T = t_1 + t_2 + t_3 + \dots = k_1 C_1^x + k_2 C_2^y + \dots k_n C_n^z \quad (16)$$

Nous reprenons maintenant, pour le cas des effets toxiques, le principe suivi dans l'étude des rôles constructeurs. C'est-à-dire que nous nous basons sur l'étude des diagrammes ternaires posée dans la note n° 3 (\*). Selon celle-ci, l'effet global

(1) *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, t. 85; 1932; p. 115.



d'un grand nombre d'éléments en présence dans le milieu extérieur peut se subdiviser en l'action de tous les couples d'éléments nutritifs susceptibles d'être choisis. L'étude d'un milieu complexe peut être ramenée, dans son principe, à l'étude d'un milieu contenant deux éléments nutritifs. La formule 16, appliquée au cas de deux éléments nutritifs, devient donc la formule 17 :

$$T = k_1 C_1^x + k_2 C_2^y \quad (17)$$

Pour exprimer que les concentrations qui nous intéressent sont essentiellement les concentrations relatives, phénomène qui prend une importance particulière ici puisque la compensation des effets toxiques entre dans la catégorie des phénomènes décrits sous le nom d'antagonisme des ions, la formule 17 peut s'écrire :

$$T = k_1 C^x + k_2 (100-C)^y \quad (18)$$

Dans cette formule, il n'est donc plus question que d'une seule concentration. Elle peut être, à volonté, celle de l'un quelconque des deux corps qui entrent dans le couple envisagé. Enfin, entre les constantes  $k_1$  et  $k_2$  existe nécessairement un certain rapport dont nous ne voulons pas préjuger pour le moment et qui permet d'écrire la formule sous la forme suivante :

$$T = k_2 [k C^x + (100-C)^y] \quad (19)$$

Dans la formule 19, la constante  $k$  exprime le rapport entre les constantes  $k_1$  et  $k_2$ .

Examinons maintenant l'allure de la courbe représentée par la partie de l'expression qui se trouve entre crochets. En effet, la multiplication de cette expression par une constante ne peut changer l'allure de cette courbe.

Étant donnée la présence de trois constantes dans l'expression, dont deux sont en exposants, nous pouvons discuter la forme de la courbe suivant la valeur que ces constantes prennent.

Envisageons tout d'abord, l'effet des constantes  $x$  et  $y$ . Constatons que l'expression entre crochets peut être dérivée par rapport à  $C$  et qu'on obtient ainsi, si cette dérivée s'annule, la condition nécessaire à ce que la courbe présente un minimum ou un maximum. La condition d'annulation de la dérivée s'exprime par la valeur suivante :

$$k = \frac{y (100-C)^{y-1}}{x C^{x-1}} \quad (20)$$

On constate que, si  $x$  et  $y$  sont égaux à l'unité, on obtient  $k$  égal à 1, c'est-à-dire qu'aucune condition de concentration particulière ne répond à l'équation et qu'il n'y a donc de minimum ni de maximum.

Par contre, si  $x$  et  $y$  sont tous deux supérieurs à l'unité, la dérivée s'annule pour des valeurs finies de  $C$ . Il y a donc dans ce cas-là un minimum ou un maximum à l'équation.

Le même raisonnement peut se tenir dans le cas où  $x$  et  $y$  sont inférieurs à l'unité et nous voyons par conséquent que, du moment que  $x$  et  $y$  diffèrent de l'unité, la

somme des toxicités présente un minimum ou un maximum. Il est facile de démontrer par l'étude de la dérivée seconde que c'est un maximum de toxicité qui se produit si  $x$  et  $y$  sont inférieurs à l'unité et un minimum de toxicité si  $x$  et  $y$  sont supérieurs à l'unité. Notons que ceci nous ramène aux phénomènes d'antagonisme dont le caractère essentiel est précisément de montrer que, lorsque deux effets toxiques s'exercent simultanément, il existe des proportions données des corps actifs pour lesquels la toxicité passe par un minimum. Nous basant d'ailleurs sur cette remarque générale de l'antagonisme, c'est-à-dire que la toxicité présente, dans la réalité des choses, un minimum pour des concentrations définies, nous pouvons en conclure que  $x$  et  $y$  ont effectivement une valeur supérieure à l'unité. Notons d'ailleurs que, si les valeurs de  $x$  et de  $y$  étaient inférieures à l'unité on se trouverait dans le cas de substances dont les toxicités se renforcent mutuellement, phénomène qui n'est pas exclu du point de vue physiologique. Enfin, si par hasard  $x$  et  $y$  étaient tous deux égaux à l'unité, cela signifierait que les toxicités sont sans effets l'une sur l'autre et qu'il est indifférent de remplacer l'un des agents toxiques par l'autre dans quelque proportion que ce soit. Ces deux cas sont donc intéressants du point de vue physiologique, mais l'existence naturelle du phénomène d'antagonisme, nous permet de nous limiter au cas où  $x$  et  $y$  sont supérieurs à l'unité.

#### SYNTHÈSE DES DEUX ACTIONS ÉTUDIÉES.

Nous avons donc considéré que les éléments nutritifs pouvaient ici intervenir soit comme éléments constructeurs, soit comme éléments dits catalyseurs.

Rien ne nous permet d'affirmer que certains corps exercent uniquement l'une de ces deux actions. On sait que les phénomènes d'antagonisme dus à la toxicité sont le plus souvent dus aux cations, ce que l'agriculteur appelle les bases. D'autre part, si nous avons nous-mêmes signalé le fait que les éléments du groupe des anions (ou acides) sont essentiellement des éléments constructeurs, un certain antagonisme a cependant été constaté entre eux. Inversément, on ne peut exclure entièrement l'idée que des cations participent à des réactions de synthèse. Il est donc préférable d'envisager que tous les corps ont simultanément les deux types d'action et que l'importance plus ou moins grande avec laquelle ils interviennent dans l'une ou l'autre de ces deux actions se marque par la valeur des coefficients ou des exposants dans la formule.

Ceci revient à dire que le développement général d'un végétal est conditionné par l'avancement des réactions métaboliques facilitées ou rendues au contraire plus difficiles par l'état dans lequel se trouvent les constituants cellulaires et, d'une façon plus générale, le cytoplasme, cet état de santé étant lui-même une fonction inverse des phénomènes de toxicité.

Nous pouvons rendre compte de cette combinaison des deux actions en exprimant d'une façon simple leur intervention par l'équation suivante :

$$R = K \frac{M}{T} \quad (21)$$

Dans cette équation, la lettre R représente le rendement, c'est-à-dire la mesure du développement du végétal, M l'intensité du métabolisme et T la toxicité. Le rendement se trouve donc, comme c'est une chose normale, être proportionnel au métabolisme par l'intervention de la constante  $k$ . Le métabolisme lui-même, étant d'autant plus favorisé que la toxicité est plus faible, ce dernier facteur entre donc en dénominateur. Si nous reprenons maintenant, pour chacun des termes M et T la valeur qui leur a été donnée précédemment, l'équation 21 devient la suivante :

$$R = K \frac{k' C^a (100-C)^b}{k_2 (k C^x + (100-C)^y)} \quad (22)$$

Dans cette dernière équation, interviennent trois constantes ( $K$ ,  $k'$  et  $k_2$ ) qui peuvent être réunies sous forme d'une constante unique. La constante  $K$ , provient de la formule 21. La constante  $k'$  remplace la constante  $k$  de la formule 13 et  $k_2$  est reprise à la formule 19. L'équation simplifiée devient donc la suivante :

$$R = A \frac{C^a (100-C)^b}{k C^x + (100-C)^y} \quad (23)$$

Dans laquelle la constante A a la valeur de

$$A = \frac{K k'}{k_2} \quad (24)$$

Sous cette dernière forme de l'équation, nous avons donc une constante A dont la signification véritable est de ramener aux unités choisies la mesure du rendement. C'est une constante qui dépend de l'unité choisie. Par contre, les autres constantes qui interviennent dans l'équation, c'est-à-dire  $a$ ,  $b$ ,  $k$ ,  $x$  et  $y$  sont des constantes qui ont une signification théorique et qui doivent donc être indépendantes de l'unité choisie.

Remarquons encore que dans cette équation nous avons au numérateur un produit et au dénominateur une somme. Il a été montré, pour chacun de ces termes, qu'il correspond à une fonction représentant un maximum pour le numérateur, minimum pour le dénominateur. Le quotient des deux donne donc certainement une fonction présentant un maximum.

Le fait que le numérateur est un produit a donc comme conséquence d'annuler la valeur totale du rendement lorsqu'une des concentrations est égale à zéro et d'exprimer par là le fait que cet élément est nécessaire à la vie de la plante. Nous tenons ainsi compte d'une des conditions exigées au début.

La présence d'un maximum du rendement pour des proportions données des éléments pris en considération exprime le fait d'observation essentiel mis en évidence dans la note 3, fait qui se trouve donc ainsi intégré dans la formule. D'autre part, le numérateur exprimé par un produit, traduit la vitesse d'un phénomène, ici le métabolisme constructeur. Le dénominateur, au contraire, formé d'une somme de deux termes, traduit un état d'équilibre physico-chimique.

Le but poursuivi est ainsi atteint : exprimer que le métabolisme dépend des intensités des réactions chimiques, et est conditionné par l'état physico-chimique du cytoplasme.

Rappelons enfin que la formule telle qu'elle est exprimée sous la forme 23, s'applique à un milieu nutritif dans lequel on fait varier les proportions relatives de deux constituants, mais que l'on suppose entièrement constants pour tout ce qui concerne les autres. Cette opération se trouve rendue légitime par les considérations qui sont exprimées dans la note 3, c'est-à-dire, à condition qu'il s'agisse bien d'éléments entrant dans la constitution d'un équilibre vrai, comme c'est le cas pour des ions de même signe. Notons toutefois que la formule exprime un principe général et si, au lieu de la réduire au cas de deux constituants, on l'étend à tous pour la généraliser (voir formule n° 9, par exemple), la formule générale du rendement d'un végétal en fonction de la constitution du milieu nutritif complet devient :

$$R = A \frac{C_1^a \cdot C_2^b \dots C_n^m}{k_1 C^x + k_2 C^y + \dots k_n C^n} \quad (25)$$

Cette dernière forme a une valeur théorique générale, mais la formule 23 a plus d'intérêt en ce qu'elle montre l'intervention du phénomène d'antagonisme par la considération du dénominateur et en ce qu'elle permet la détermination du point optimum correspondant à un couple de corps, un couple d'ions par exemple, cela permet de déterminer, par le fait même, la position de céviennne qui y correspond. On a vu, en effet, dans la note n° 3, que, dans une représentation triangulaire ou tétraédrique, la position de l'optimum général au sein d'un équilibre physiologiquement significatif se trouve au point de rencontre de toutes les céviennes qui, individuellement, représentent les proportions les plus favorables de deux éléments constitutifs d'un couple quelconque choisi arbitrairement. Ces céviennes s'établissent donc pour tous les couples possibles successivement et leur point de rencontre détermine le milieu le meilleur au point de vue nutritif.

Toutes les considérations qui ont été émises dans cette note viennent en complément de la note n° 3 de la façon suivante : à partir de la formule sous la forme 23, on peut voir que, si l'on dispose d'un nombre de points expérimentaux suffisants, on pourra calculer la valeur des constantes qui entrent dans la formule. A partir de ces constantes, il est possible de calculer la valeur d'un point quelconque de la courbe, et par exemple, celle de l'optimum. On définit celui-ci par sa position (qui exprime les concentrations) et par la valeur du rendement que l'on peut escompter dans ces conditions. Cette note continue également la note n° 3 en ce que, à partir d'une courbe correspondant à la formule n° 23, il est possible en première approximation, de trouver la position du point correspondant à l'optimum par l'assimilation du début de la courbe à chacune de ses extrémités à une droite. Au point de rencontre de ces droites, se trouve la position de l'optimum. La figure 1 rend d'ailleurs compte de ce mode de raisonnement. La seule question délicate réside dans le choix des points utilisés pour déterminer la position de ces droites.

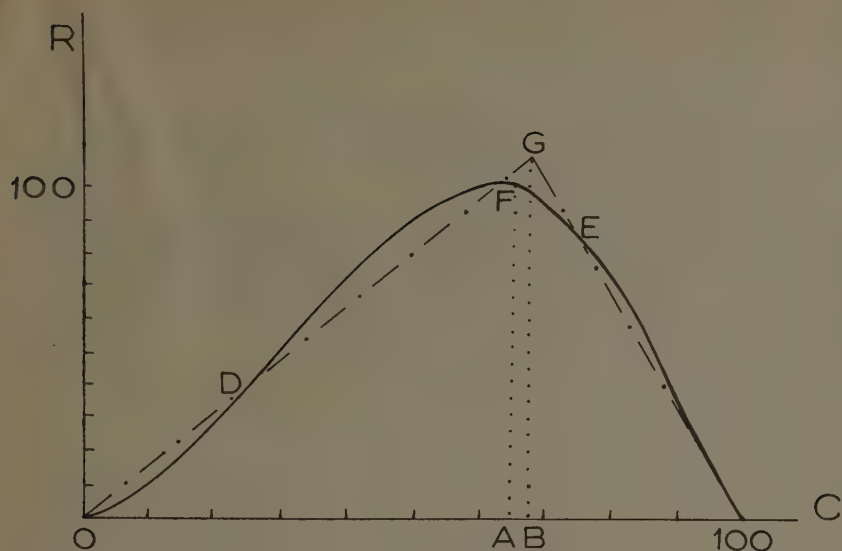


FIG. 1. — Courbe correspondant à l'équation 23 dans laquelle les constantes ont les valeurs suivantes:  $A = 1,354$ ;  $a = 1,5$ ;  $b = 1,2$ ;  $x = 1,2$ ;  $y = 1,5$ ;  $k = 2$ ; le maximum calculé s'obtient pour  $C = 64,5$ , le maximum trouvé par la méthode approchée (voir texte) s'obtient pour la valeur  $C = 67,5$ .

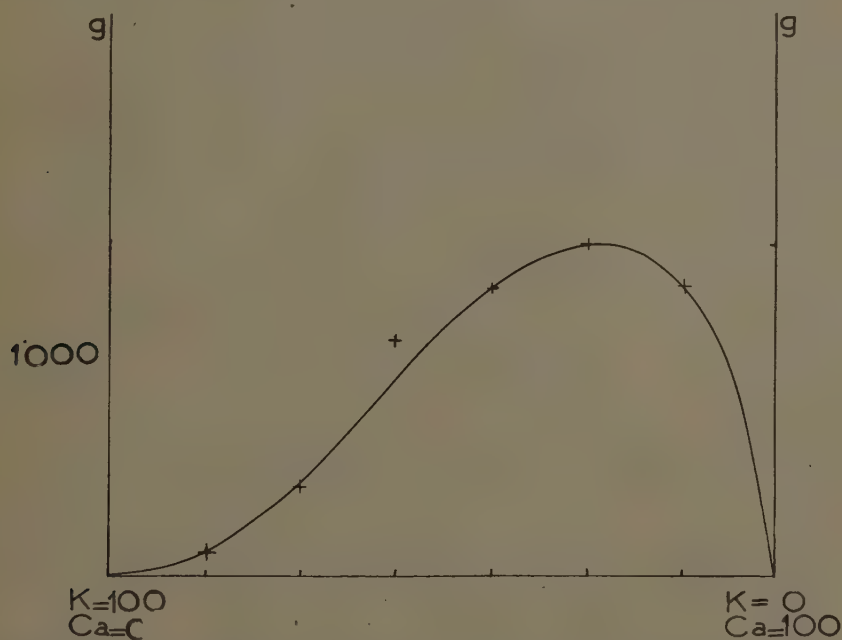


FIG. 2. — Courbes exprimant le rendement d'une plante de tomates en fruits (poids frais en grammes) en fonction des proportions K-Ca dans le milieu nutritif. Cette courbe est établie à partir de certaines données de LYON, BEESON et BARRENTINE. Pour le détail, voir note 3, *loc. cit.*



Cette courbe, calculée d'après notre formule peut être comparée à celle de la figure 2, établie sur des données expérimentales. La similitude de l'allure générale de ces deux courbes est très apparente.

Ajoutons encore que les raisonnements qui ont été tenus l'ont été pour des rendements, c'est-à-dire pour des masses de matières élaborées, mais que tout signe phénologique représentant le développement du végétal peut être utilisé de la même manière et que la formule est en principe valable pour une mesure de hauteur ou pour toute autre propriété mesurable. On peut encore utiliser le principe qui y est contenu pour étudier, séparément dans une plante, la formation de l'appareil végétatif ou des fruits et, de là, se tirent des conséquences d'ordre pratique assez importantes.

Dans une note ultérieure, nous discuterons les effets déterminés par la valeur des diverses constantes sur l'allure de la courbe, et les simplifications que l'on peut apporter à la formule théorique 24, pour en faciliter l'utilisation à des cas concrets ou à des applications pratiques.

*Institut Botanique Léo Errera,  
Université de Bruxelles.*

---

# LE NOMBRE CHROMOSOMIQUE DE *FISSIDENS TAXIFOLIUS* HEDW.

par J. MOUTSCHEN,

*Licencié en Sciences.*

---

La cytologie du genre *Fissidens* n'a guère été étudiée jusqu'à présent. La caryologie en a été délaissée peut-être en raison de la petite taille de ce matériel.

Nous nous sommes proposé l'étude cytogénétique de la famille des Fissidentacées.

Un premier nombre chromosomique, celui de l'espèce *Fissidens taxifolius* HEDW. a pu être déterminé.

## Techniques.

L'état des sporogones est préalablement vérifié par la technique suivante due à F. C. GRIGG (1946) (1).

On réalise une préfixation de 20 à 30 minutes dans une solution de 8 parties d'alcool éthylique à 80 % et 2 parties d'acide acétique glacial.

On fait suivre d'une fixation coloration dans un mélange en parties égales de 2 solutions *a* et *b* de composition suivante :

Solution *a* : 1 partie d'hématoxyline mûrie à 0,5 %.  
: 0,75 à 1 partie d'alun ferrique frais à 4 %.  
: 2 parties d'alcool absolu.  
: 0,5 à 0,75 partie d'acide acétique glacial.  
: 12,5 à 20 parties d'acide acétique à 20 %.

Solution *b* : + carmin à saturation bouilli et filtré.

On lave ensuite à l'alcool à 50°. Les préparations n'ont pas été montées définitivement. Cette méthode n'a pu être utilisée en vue du comptage.

Des préparations définitives et permettant le comptage ont été obtenues de la manière suivante.

Fixation à l'alcool acétique pendant 24 heures. Inclusions à la paraffine, coupes de 4 à 10  $\mu$  d'épaisseur et coloration à l'hématoxyline de Heidenhain ou au Feulgen.

### Résultats.

Ces techniques nous ont permis d'obtenir de belles figures de meïoses à tous les stades.

Avant la première cinèse de maturation, le tissu archesporial est constitué de huit à dix couches, de cellules quadrangulaires à angles arrondis.

A ce stade, deux nucléoles, dont un plus gros sont visibles ainsi que 5 à 8 petits corps chromatiques.

a) Les stades zygotène et leptotène n'ont pas été nettement identifiés.

b) Le stade pachytène a par contre été bien observé. La chromatine s'y montre fortement tassée.

c) Les diakinèses ont été plusieurs fois observées. L'individualisation des deux chromosomes à partir d'un géminus montre un chiasma terminal.

Rarement, nous avons observé 2 chiasmas. Les gemini prennent alors un aspect annulaire. Rappelons que de tels figures en « anneaux » ont été observés chez les *Bryum* par Wettstein.

Les chromosomes qui résultent de la séparation sont globuleux et petits, parfois un peu allongés.

d) Au début de la métaphase hétérotypique, les chromosomes sont généralement placés à l'équateur comme dans le cliché 2 mais très souvent leur répartition dans le cytoplasme est plus large.

A partir de l'anaphase I, nous n'avons observé aucun phénomène différent de la meïose normale.

Le cliché 1 montre divers stades de meïose, notamment des pachyténies.

Les figures de métaphases hétérotypiques nous ont montré les chromosomes individualisés. Les chromosomes y sont généralement punctiformes et très petits (Figure 2). Nous en comptons  $2n = 24$ .

La meïose de *Fissidens* est une meïose typique de mousse monoïque. Nous avons noté quelques particularités.

Notons que l'aspect en « diplocoques » décrit par différents auteurs a été observé de multiples fois. De l'étude de la meïose, il ressort que le nombre  $2n = 24$ .

*Université de Liège,  
Institut de Morphologie végétale.*

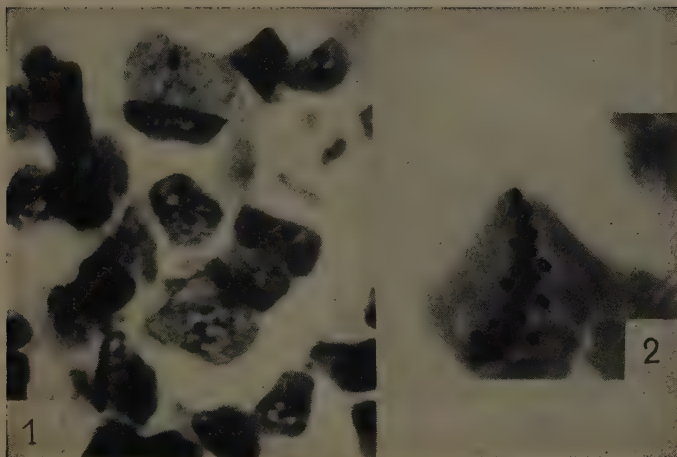


FIG. 1. — *Fissidens Taxifolius* La meiose dans les cellules-mères. (Des prophases surtout sont visibles).

FIG. 2. — *Fissidens Taxifolius* Metaphase hétérotypique.





## BIBLIOGRAPHIE

1. GRIGG, F. C. — The chromosome smear technique. A critical review and improvement of method. *Jour. Roy. Micros. Soc.*, **25-33**, 24 fig. 1946 (1948).
  2. GUILLERMOND, A., MANGENOT, G. et PLANTEFOL — *Traité de cytologie végétale*. Paris. Éd. Le François (1933).
  3. HOFFER, K. — Beiträge zur Karyologie der Moosen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 69, 687-761 (1928).
  4. MARCHAL Eml. — Recherches cytologiques sur le genre *Amblystegium*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, (1912).
  5. MOTTE J. — La Cytologie des muscinées dans ses rapports avec la cytologie générale. *Rev. Bryol.*, **2** (3/4), 167-206 (1929).
  6. v. WETTSTEIN Fr. — Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. — II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungs Faktor : *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **58**, 374-388, (1940).
-





